



590.5  
282

# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL  
IN GIESSEN

---

ACHTUNDTREISSIGSTER BAND

MIT 39 TAFELN UND 169 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1914



249 (1)

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 30. Mai 1914.)

	Seite
SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. V. Anguiden. Mit Tafel 1—6 und 25 Abbildungen im Text . . . . .	1
FUCHS, KARL, Die Keimblätterentwicklung von <i>Cyclops viridis</i> JURINE. Mit Tafel 7—9 und 6 Abbildungen im Text . . .	103

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 10. Juni 1914.)

HOFFMANN, LUDWIG, Das Visceralskelet von <i>Pristiophorus</i> . Mit Tafel 10 und 11 Abbildungen im Text . . . . .	157
BECHER, SIEGFRIED, Über die Benutzung des Polarisationsmikro- skops zur morphologischen Analyse des Echinodermenskelets. Mit Tafel 11—14 . . . . .	211
V. WASIELEWSKI, TH. und ALFRED KÜHN, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes. Mit Tafel 15—17 und 8 Abbildungen im Text . . . . .	253

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 1. August 1914.)

KNIESCHE, GÜNTHER, Über die Farben der Vogelfedern. I. Mit Tafel 18—21 und 5 Abbildungen im Text . . . . .	327
SPÖTTEL, WALTER, Über die Farben der Vogelfedern. II. Mit Tafel 22 und 70 Abbildungen im Text . . . . .	357
PAWLOWSKY, E. N., Über den Bau der Giftdrüsen bei <i>Plotosus</i> und anderen Fischen. Mit Tafel 23—25 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	427

1 6 3 2 9

	Seite
DEMOLL, REINHARD, Die Augen von Limulus. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . .	443
PABST, HUBERT, Entwicklung des Genitalapparats von Arion empiri- corum FÉR. Mit Tafel 26—29 und 2 Abbildungen im Text	465

#### Viertes Heft.

(Ausgegeben am 22. Dezember 1914.)

PAINTER, THEOPHILUS S., Spermatogenesis in spiders. With Plates 30—34 and 4 Figures in the text. . . . .	509
CROZIER, W. J., The growth of the shell in the lamellibranch Dosinia discus (REEVE). With Plate 35 and 4 figures in the text .	577
PAX, FERDINAND, Beiträge zur Histologie des Antipatharienkörpers. Mit Tafel 36 und 1 Figur im Text . . . . .	585
LAFRENTZ, KARL, Die Flughaut von Draco volans, ihr Bau, ihre Entwicklung und Funktion. Mit Tafel 37—38 und 4 Ab- bildungen im Text . . . . .	593
SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. VI. Über die Knochenschuppen der Crocodile. Mit Tafel 39 und 11 Ab- bildungen im Text . . . . .	643

---



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien am Integument der Reptilien.

## V. Anguinen.

Von

Dr. W. J. Schmidt,

Privatdozent in Bonn (Zool. Institut).

Mit Tafel 1—6 und 25 Abbildungen im Text

### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	2

### *Anguis fragilis.*

1. Hautrelief . . . . .	3
2. Farbenkleid . . . . .	5
a) Komponenten des Farbenkleides . . . . .	5
b) Anordnung der Komponenten und ihr Anteil am Farbenkleid des Jungen und Erwachsenen; Farbenwechsel . . . . .	12
3. Epidermis . . . . .	18
a) Historisches . . . . .	18
b) Epidermis des Embryos von 7—8 cm Länge . . . . .	22
c) Epidermis des Erwachsenen . . . . .	29
4. Cutis . . . . .	38
a) Allgemeines . . . . .	38
b) Hautknochen . . . . .	40
Form und Struktur der Hautknochen . . . . .	40
Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen . . . . .	45

	Seite
Entwicklung der Knochenschuppen . . . . .	48
Historisches . . . . .	48
Zeit und Ort des ersten Auftretens der Knochenschuppen .	51
Histogenese der Knochenschuppen . . . . .	53
Morphogenese der Knochenschuppen . . . . .	57
Beziehungen der Hautknochen zum umgebenden Bindegewebe und ihre Verbindung untereinander . . . . .	58
Zugehörigkeit der Hautknochen zum straffen Corium . . . .	61
c) Blutgefäße (und Nerven) . . . . .	62
5. Sinnesorgane . . . . .	65
6. Bemerkungen zur Schuppenentwicklung . . . . .	73

### *Ophisaurus apus.*

1. Allgemeines . . . . .	78
2. Formverhältnisse der Knochenschuppen . . . . .	80
3. Feinerer Bau der Knochenschuppen . . . . .	82
4. Deckung und Verbindung der Knochenschuppen . . . . .	84
5. Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen . . . . .	89

### *Gerrhonotus liocephalus.*

1. Allgemeines . . . . .	92
2. Knochenschuppen . . . . .	93
3. Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen . . . . .	94

## Einleitung.

Die Familie der Anguiden umfaßt nach BOULENGER (1885, p. 266) die Genera *Gerrhonotus*, *Ophisaurus*, *Diploglossus*, *Sauresia*, *Panolopus*, *Ophiodes* und *Anguis*. Das Integument aller dieser Formen ist durch das Vorhandensein von Knochenschuppen ausgezeichnet, die — soweit genauer untersucht — aus einheitlichen Knochenplatten bestehen, im Gegensatz zu den zusammengesetzten Mosaikschuppen der nahestehenden Scinciden. BOULENGER, dem eine richtige Vorstellung vom Bau der Scincidenschuppen fehlte, charakterisiert daher den Unterschied der Knochenschuppen von Anguiden und Scinciden wenig treffend, wenn er von den ersten schreibt: „these plates are provided with a system of fine tubercles, as in the *Scincidae*, with differ from those of the latter family in being arranged irregularly, or forming radiating or arborescent figures“. —

Ich habe einerseits das Integument von *Anguis fragilis* L., andererseits das von *Ophisaurus apus* PALL. und *Gerrhonotus liocephalus*

WIEGM. untersucht, welche letzte beiden Genera die mit Seitenfalten ausgestatteten Typen der Anguiden darstellen. Während ich aber die Haut der Blindschleiche nach allen Richtungen hin ziemlich gleichmäßig und vollständig durchgearbeitet habe, beschränken sich meine Beobachtungen bei *Ophisaurus* und *Gerrhonotus* im wesentlichen auf die Knochenschuppen. Einmal handelte es sich bei diesen Formen um Alkoholmaterial, das für feinere histologische Untersuchungen nicht besonders geeignet war; dann aber setzen die relativ mächtigen Hautknochen der Herstellung dünner Schnitte solche Schwierigkeiten entgegen, daß die aufgewandte Mühe zum Ergebnis nicht im richtigen Verhältnis steht. Soweit es sich dagegen um Herstellung von Schliffen handelt, ist *Ophisaurus* gerade durch die Mächtigkeit der Knochenschuppen ein sehr geeignetes Untersuchungsobjekt, und an dickeren Schnitten, die sich leicht mit dem Rasiermesser gewinnen lassen, kann man mit Vorteil die Verbindung der Knochenschuppen untereinander studieren. Gerade das ist bei den dünnen Knochenschüppchen der Blindschleiche schwierig festzustellen, und so ergänzen sich die Beobachtungen an den verschiedenen Objekten. Sehr vorteilhaft ist die Untersuchung der Schliffe und entkalkten Schnitte in polarisiertem Licht, wodurch eine optische Differenzierung der faserigen und lamellären Strukturen des Knochens erreicht werden kann.

Im übrigen verweise ich in bezug auf die Untersuchungstechnik auf die Angaben in meinen früheren Studien (W. J. SCHMIDT, 1912a—b u. 1913). Einige technische Bemerkungen finden sich in den verschiedenen Kapiteln (s. S. 7, 52, 71, 75, 84). Es sei hier nur noch erwähnt, daß die Embryonen von *Anguis* meist in Sublimat, seltener in Alkohol-Sublimat fixiert und in Paraffin eingebettet wurden; für die nachembryonalen Stadien ist Alkohol-Sublimat-Fixierung vorteilhafter und Einbettung in Celloidin-Paraffin kaum zu umgehen.

Die Haut der Blindschleiche ist schon verschiedentlich untersucht worden; auch über *Ophisaurus* liegen einige Mitteilungen vor. Diese Angaben werden an ihrer Stelle Würdigung finden.

### *Anguis fragilis* L.

#### 1. Hautrelief.

Das Hautrelief der Blindschleiche ist sehr eintönig, indem die zylindrische Form des Rumpfes keinerlei Gelegenheit zur Bildung be-



sonderer Schuppenformen bietet. Glatte, hexagonale Schindelschuppen bedecken den ganzen Körper. Zweifellos werden die befußten Vorfahren ein reicher differenziertes Schuppenkleid besessen haben. Die kiellose Schuppe allerdings muß nach WERNER (1896) als der primitive Zustand bei den Anguinen betrachtet werden, weil am regenerierten Schwanz von Formen mit gekielten Schuppen glatte Hautelemente auftreten. Allerdings haben diese Verhältnisse bei der Regeneration auch andere Beurteilung erfahren.

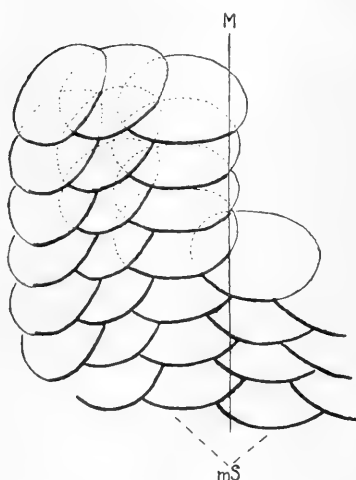


Fig. A. *Anguis*, Embryo von 8 cm. Stück der Rückenhaut. *M* Mittellinie des Rückens; *mS* die beiden mittleren Reihen größerer Schuppen. Im oberen Teile der Abbildung ist nicht nur (in stark gezogenen Linien) der äußerlich sichtbare Teil der Schuppen, sondern in punktierten Linien der übrige verdeckte Kontur der Schuppen wiedergegeben. 22:1.

Die Schuppen decken sich in sehr hohem Grade, so daß nur ein ganz kleiner Teil des Integuments, die zentrale Partie einer jeden Schuppe, einfache Schuppendeckung aufweist (s. Textfig. A), wie sich aus Flächenansichten der Haut ergibt. Im einzelnen verhalten sich die Deckungsverhältnisse ähnlich wie bei gewissen Scinciden. In betreff dessen kann ich auf meine Darstellung der Schuppendeckung bei *Voeltzkowia* verweisen (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 631).

LEYDIG (1872, p. 16) erwähnt mit Recht, daß die Knochenschuppen eine Anordnung in Querringe zeigen; denn wenn man einem gekochten Tier die Haut abzuziehen versuche, gelinge das leicht in Querringen, kaum aber in Längsstücken. STEHLI (1910, p. 76) stellte fest, daß immer 2 Schuppen auf 1 Segment (Raum zwischen je 2 Rippen) kommen.

Hervorzuheben ist, daß die Schuppen mit ihren freien Rändern sehr dicht aneinander schließen, zumal der stark verdünnte freie Rand (beim Erwachsenen) etwas auf den Körper zu gebogen ist und unter leichtem federnden Druck den gedeckten Schuppen aufliegt. Das ist vor allem gegenüber der oft gelockerten Schuppendeckung bei Schnittpräparaten zu betonen. In dieser guten Schuppendeckung liegt in Verbindung mit dem Fehlen jedes größeren Reliefs der

Schuppe der Grund für das spiegelnde Aussehen der Blindschleiche: das ganze Integument wirkt wie eine einheitlich reflektierende Fläche. LEYDIG's Annahme (1872, p. 16), daß vielleicht die Unterlage der Knochentafeln den Hornschuppen zu dem (gegenüber den Lacerten) sie auszeichnenden Glanz teilweise verhilft, kann ich nicht beistimmen. Denn die Guanophoren und Melanophoren sind in der Subepidermis so reichlich entwickelt, daß die Knochenschuppen vollkommen verdeckt werden. Bei älteren Embryonen ist die Schuppendeckung noch nicht so fest; es hängt das vor allem mit der weit größeren Dicke des freien Schuppenrandes zusammen (s. S. 28 u. 33).

Wie BOULENGER (1885, p. 298) bemerkt, sind die medianen Schuppen der Rücken- und Bauchseite breit. Aber MAURER's Angabe (1895, p. 220), daß die Blindschleiche an der ventralen Körperfläche querverlaufende Schienen besitze, geht doch zu weit. Textfig. A läßt die Größenunterschiede der beiden medianen Reihen gegenüber ihrer Umgebung hervortreten. Da sich Form- und Größenverhältnisse der Hornschuppen auch in den Knochenschuppen ausprägen, gehe ich hier nicht weiter darauf ein (s. S. 41).

Auch die Beschreibung des Kopfes soll uns erst später beschäftigen.

## 2. Farbenkleid.

### a) Komponenten des Farbenkleides.

LEYDIG (1868, p. 71) ist wohl der Einzige gewesen, der das Farbenkleid der Blindschleiche auf seine Komponenten hin untersucht hat (über die Anordnung der Melanophoren s. u. STEHLI). Er kennt zweierlei Pigment, neben dem schwarzbraunen ein bei auffallendem Licht weißliches, welches besonders am Rücken unter den schwarzen Tupfen Netze ziehe, also in unserer Bezeichnung die Melanophoren und Guanophoren. Daß auch in der Epidermis Melanophoren vorkommen, ist ihm nicht entgangen, da er (p. 68) von rundlichen oder birnförmigen Zellen mit braunkörnigem Pigment in den Hornschuppen spricht.

Es finden sich aber noch andere Farbzellen in der Haut. Im Juni 1911 erhielt ich eine erwachsene Blindschleiche (♀), die an den Seiten des Körpers eine auffallend rote Kupfer- oder Bronzefarbe aufwies, im vorderen Teil des Körpers stärker als im Schwanzab-

schnitt. Ausgerupfte, in frischem Zustand untersuchte Schuppen zeigten vornehmlich in der distalen Schuppenhälfte, und zwar in der Subepidermis, eine reiche Ansammlung von Farbstoff, der bei durchfallendem Licht ziegelrot erschien und in Form ziemlich grober Körnchen in unregelmäßig verästelten Zellen lag. Fig. 1, Taf. 1 gibt eine nach dem überlebenden Objekt gezeichnete Gruppe dieser Zellen wieder und läßt ihre Größe im Vergleich mit den 3 ziemlich stark kontrahierten, subepidermoidalen Melanophoren ermessen. Da der Farbstoff in Alkohol (und sogar Formol) sehr rasch ausgezogen wurde, war es nicht möglich, Balsampräparate für die genauere Untersuchung der Zellen anzufertigen. Nach diesen Erfahrungen sprach ich den Farbstoff als Lipochrom an. Ferner konnte ich bei einer jungen Blindschleiche von 10—12 cm Länge (an frischem Material) zwischen den subepidermoidalen Melanophoren in der Seitenregion des Körpers verästelte Zellen mit kleinen orangefarbenen Körnchen nachweisen. Im mittleren rundlichen Teil dieser Elemente war oft eine helle, wahrscheinlich dem Kern entsprechende Zelle zu sehen. Ich hielt diese Elemente für identisch mit den vorhin beschriebenen Lipochromzellen; eine Zeichnung derselben fertigte ich nicht an, auch versuchte ich nicht die Herstellung von Balsampräparaten.

Nun begegnete ich aber später in einem Balsam-Totalpräparat der Haut einer 11,5 cm langen Blindschleiche, und zwar in den Seitenfeldern (s. u.), vereinzelt Gruppen von meist verzweigten Zellen mit sehr feinen orangefarbenen Körnchen anscheinend verschiedener Größe. Zwischen den Melanophoren der subepidermoidalen Schicht gelegen, entgehen sie leicht der Beobachtung. Auch war es mir aus diesem Grunde nicht möglich, die Gesamtheit der Ausläufer einer solchen Zelle zu verfolgen. Einmal sah ich eine kuglige Zelle ohne Ausläufer (Fig. 8, Taf. 1). Die Farbe hatte wochenlanges Liegen der Haut in Alkohol überstanden im Gegensatz zu den vorhin erwähnten Lipochromzellen, die schon nach Stunden vollkommen entfärbt wurden. Gegen Säuren erwies sie sich nicht sehr widerstandsfähig, indem Salzsäurebehandlung der Haut zum Zerstören der Melanophoren sie zum Verschwinden brachte.

Im September 1913 erhielt ich wieder eine erwachsene Blindschleiche, deren Seiten und in geringerem Grade auch Rücken eine kupferrote Färbung zeigte. Ich untersuchte einzelne Schuppen frisch und stellte verästelte Zellen mit ziegelroten Körnchen fest, die ich



zunächst als die oben beschriebenen Lipochromzellen ansprach. Zu meinem nicht geringen Erstaunen aber erwies sich der Farbstoff nach wochenlangem Liegen in Alkohol von 96% als unlöslich, wenn er auch (vielleicht durch Wirkung des Lichtes) abblaßte, und ebenso wenig vermochte ein Gemisch von gleichen Teilen Alkohol absolutus und Äther Farbe ausziehen. Salzsäure dagegen brachte die Farbe auch bei ziemlicher Verdünnung zum Verschwinden. Infolgedessen war es mir nicht möglich, die Zellen an Schnitten zu untersuchen, was eine Säurebehandlung zum Entkalken der Hautknochen voraussetzte. Ich mußte mich daher begnügen, die Zellen an Balsampräparaten einzelner Schuppen oder Stücken von solchen zu studieren. Zum Teil färbte ich die untersuchten Stücke vorher in toto mit sehr verdünntem DELAFIELD'schem Hämatoxylin, das eine gute Kernfärbung lieferte.

Gemäß ihrem Verhalten reihen sich die letzt beschriebenen Pigmentzellen den Chromatophoren an, die farbige, alkohol-unlösliche Pigmente enthalten und von KELLER (1895) beim Chamäleon als Erythrophoren, von mir nach eingehenderer Untersuchung bei *Phelsuma* als Porphyrophoren, bei *Uroplatus* als Phaeophoren (W. J. SCHMIDT, 1912 a u. 1913) bezeichnet wurden; jüngst hat BALLOWITZ (1913) sie bei Knochenfischen festgestellt und genau untersucht; er nennt sie Erythrophoren. Bei Reptilien kommen hierhin gehörige Zellen noch bei anderen Gruppen, z. B. den Agamiden, vor, wo sie anscheinend auch THILENIUS (1896, p. 523 u. 528: Xanthophoren bei *Uromastix*, rostrote Zellen bei *Agama*) aufgefallen sind. Der Farbstoff in diesen Elementen ist, wie KELLER (1895) und ich (W. J. SCHMIDT, 1912 a) darzutun versuchten, wahrscheinlich dem Melanin verwandt. Wir werden bei der Blindschleiche noch weitere hierfür sprechende Tatsachen kennen lernen. Da die Farbe der Pigmentgranula sehr zahlreiche (s. u.), aber durch Übergänge untereinander verbundene Töne aufweist und gewiß noch weitere Funde in dieser Richtung zu erwarten sind, scheint es mir zweckmäßiger, außer den Bezeichnungen der Zellen nach ihrer Farbe (Erythro-, Xantho-, Porphyro-, Phaeophoren) noch eine Sammelbezeichnung für derartige Elemente einzuführen, zumal Erythrophoren bei Knochenfischen und Xanthophoren bei Reptilien auch Zellen mit Lipochromen bezeichnen. Ich bringe daher für Chromatophoren mit alkohol- und ätherunlöslichen, wahrscheinlich den Melaninen nahestehenden, aber nicht braunschwarzen, sondern farbigen (gelben, orangefarbenen, roten, blauen), an Granula gebundenen Pig-

menten den Namen Allophoren (vom griech. ἄλλος anders und φέρω trage) zum Vorschlag; man würde dann zur Charakterisierung der gerade vorliegenden Pigmentfarbe von gelben, orangefarbigem, purpurnen usw. Allophoren sprechen.

Bei der Durchsicht der Allophorenpräparate der erwachsenen Blindschleiche ergab sich zunächst, daß außer den ziegelroten noch andersfarbige Allophoren vorhanden waren, und zwar orangefarbige (Fig. 5 u. 6, Taf. 1) und gelbliche (Fig. 9, Taf. 1); diese sind aber durch allmähliche Übergänge (Fig. 7 u. 10, Taf. 1) untereinander und mit den roten verbunden. Dabei können diese Zellen sowohl reich verästelt als auch mehr lappig ausgezogen oder auch fast rundlich sein. Gewöhnlich halten die verschiedenfarbigen Elemente in der Schuppe eine bestimmte Anordnung ein, derart, daß die am stärksten gefärbten roten die an Guanophoren arme Schuppenbasis bedecken, die orangefarbigem im mittleren Teil der Schuppe, meist nicht expandiert, in ausgesparten Lücken der Guanophorenschicht sich vorfinden und die hellsten, teils expandiert, teils kontrahiert, am Schuppenrand liegen, dort wo auch die Guanophoren spärlicher und vereinzelt auftreten. Da die expandierten roten Zellen an der Schuppenwurzel sehr dicht aufeinander gedrängt sind und ihre Ausläufer sich durchflechten, ist es oft unmöglich, den Bereich der einzelnen Zellen festzustellen; vielmehr erscheint ihre Gesamtheit bei schwächeren Vergrößerungen als ein körniger, roter Grund, von dem sich die verzweigten Melanophoren tiefschwarz sehr wirkungsvoll abheben (Fig. 2, Taf. 1). Das Aussehen der orangefarbigem Zellen unter mittelstarkem Objektiv gibt Fig. 3, Taf. 1 wieder; im Schollengewirr der Guanophoren bleiben Lücken frei, die von den Melanophoren und den erwähnten Allophoren erfüllt sind. Die hellen Zellen am Schuppenrand treten meist bei ihrer geringeren Farbenintensität erst bei höheren Vergrößerungen deutlich hervor; bei schwächeren werden sie leicht mit den gelblichen Guanophoren verwechselt, zumal wenn sie expandiert sind und ihre Ausläufer sich mit denen der Guanophoren vermengen. Bemerkenswert ist noch, daß die Melanophoren bei der untersuchten Blindschleiche recht spärlich vorkommen.

Der Farbstoff der Allophoren ist an Granula gebunden, deren Größe ziemlich weiten Schwankungen unterliegt. Manche Zellen enthalten Granula von ziemlich gleicher Größe, so meist die roten (Fig. 4, Taf. 1), andere Granula verschiedener Größe (Fig. 6, Taf. 1). In den hellgelben Zellen (Fig. 9, Taf. 1) sind die Granula sehr fein,

so daß man bisweilen an einen diffusen Farbstoff glauben könnte. Manchmal (Fig. 10, Taf. 1) nehmen die größeren Granula die Peripherie der Zelle ein. Oft besitzen die in einer Zelle gelegenen Granula verschiedene Farbe, ganz abgesehen von den Unterschieden der Intensität der Färbung, die bei größeren Körnchen infolge der bedeutenden Masse höher ist als bei kleinen, auch mit dem Übereinanderlagern der Körnchen zunimmt, so daß expandierte Zellen heller aussehen als kontrahierte. So beobachtete ich in Allophoren mit feinen, hellgelben Körnchen dunklere orangefarbige Granula (Fig. 10, Taf. 1).

Viel bemerkenswerter aber ist das Vorkommen von Melaninkörnchen in Allophoren. Ich traf sie sowohl neben gelben als auch orangefarbigen und mehr rötlichen Granula an (Fig. 11, 12, 13, Taf. 1); nur den intensiv roten Zellen scheinen Melaninkörnchen immer zu fehlen. Bei den ersten Beobachtungen war ich geneigt, an ein Überdecken von Melanophoren und Allophoren zu denken. Aber die Tatsache, daß beim Bewegen der Mikrometerschraube immer farbige und Melaninkörnchen gleichzeitig nebeneinander erschienen und daß ferner der Verbreitungsbezirk beiderlei Körnchen sich deckt, veranlaßte mich, diese Erscheinung weiter zu verfolgen, und es gelang mir, in größerer Zahl Chromatophoren mit beiderlei Granula aufzufinden. Das Massenverhältnis der beiden Körnchenarten ist in den einzelnen Elementen sehr verschieden. Zellen mit nur wenig Melaninkörnchen (Fig. 11, Taf. 1) stehen solche gegenüber, bei denen das Melanin weitaus überwiegt (Fig. 14, Taf. 1), und in anderen wieder sind beiderlei Granula ziemlich gleich an Zahl (Fig. 12, Taf. 1). Während man im ersten Falle von Allophoren mit Melaninkörnchen sprechen könnte, möchte man im zweiten umgekehrt von Melanophoren mit Allophorengranula reden, und im dritten weiß man nicht, welcher Kategorie die betreffende Zelle einzurechnen ist; kurz alle Übergänge zwischen Melanophoren und Allophoren kommen vor. Sind die Melaninkörnchen bei weitem in Überzahl (Fig. 14, Taf. 1), so kann man bisweilen an den Ausläufern dieser Zellen einen orangefarbenen Schimmer wahrnehmen, der auf einen Gehalt an farbigen Granula hinweist, und hier und da gelingt es auch, einzelne farbige Körnchen festzustellen; in der Mitte der Zelle dagegen verdecken die dunklen Melaninkörnchen die andersfarbigen Granula vollkommen. In einzelnen Fällen sah ich Unterschiede in der Verteilung der verschieden gefärbten Körnchen in ein und derselben Zelle; so halten die Melaninkörnchen bisweilen

mehr den zentralen Teil der Zelle ein (Fig. 11, Taf. 1), was besonders in dem in Fig. 13, Taf. 1 abgebildeten Falle hervorspringt. Dieses Verhalten ist aber nicht die Regel, wenn es auch nicht zufällig sein dürfte.

Soweit ich feststellen konnte, sind die Allophoren bei *Anguis* einkernig. Der große kuglige Nucleus (Fig. 15, 16, Taf. 1) liegt im mittleren Teil der Zelle, besitzt eine deutliche Kernmembran und enthält den Nucleolus und spärliche Chromatinkörnchen. Von einer Sphäre habe ich nichts sehen können.

Schon KELLER (1895) stellte beim Chamäleon Übergangsformen zwischen Melanophoren und Erythrophoren fest, Zellen, in denen außer braunen Pigmentkörnchen wenig Rot vorhanden war, und solche, die stärker rot und mit spärlichen braunen Körnchen bedacht (vgl. auch W. J. SCHMIDT, 1912a, p. 184 u. 205) waren. Dieses Vorkommen ist wohl so zu deuten, daß die schwarzen Pigmentkörnchen und die farbigen genetisch zusammenhängen. Ob die farbigen Granula aus den schwarzen hervorgehen oder ob die umgekehrte Entstehung stattfindet, läßt sich aus den morphologischen Verhältnissen nicht unmittelbar ersehen. ŠEĆEROV (1909) hat an ausgeschnittenen Hautstücken von Fischen (*Nemachilus barbatula*) beobachtet, daß unter gewissen Bedingungen die schwarzen Pigmente in farbige (anscheinend allerdings alkohollösliche) durchs Licht zersetzt werden, und läßt die Möglichkeit einer solchen Entstehung der farbigen Pigmente aus den schwarzen auch fürs lebende Tier zu. Damit wäre eine Wahrscheinlichkeit gegeben, daß auch bei den Reptilien die farbigen Pigmente aus den schwarzen hervorgehen. Gewißheit können aber nur Studien über die Entwicklung der Melanophoren und Allophoren und physiologische Versuche geben. Auch mag in bezug auf den genetischen Zusammenhang von schwarzen und farbigen Pigmenten erwähnt werden, daß REINKE (1894) in Pigmentzellen des parietalen Bauchfells der Salamanderlarve Körner von hellem Grün oder Gelb bis zum Bläßgrün, Braungelb und Braun vorfand. Wenn ich auch aus dem Text nicht mit Sicherheit entnehmen kann, daß verschiedenfarbige Granula in ein und derselben Zelle vorkommen, so spricht doch die Farbenskala für die Wahrscheinlichkeit der Entstehung der einen Granula aus den anderen. Chromatophoren mit verschieden gefärbten Einschlüssen sind bei einer ganzen Reihe von Objekten bekannt geworden; allerdings scheint es sich manchmal im Gegensatz zu unserem Falle um Dinge ganz verschiedener chemischer Natur zu handeln.

So berichtet WAGNER (1910, p. 27), daß in verästelten, ein rotes Lipochrom enthaltenden Zellen der Forelle fast farblose, weißlich-grün schillernde, lichtbrechende Granula auftreten, die er als Guanin deuten möchte. Dieser Autor erwähnt auch Angaben von HOYER, HERING und BIEDERMANN, nach denen bei *Rana* und *Hyla* Guaninkörnchen und Lipochrom in denselben Zellen eingeschlossen wären. Nach FICALBI (vgl. VAN RYNBERK, 1906) würde es sich allerdings um übereinanderliegende Lipochrom- und Guaninzellen handeln. Ferner sah BALLOWITZ (1913, p. 215) in Pigmentzellen von Fischen (*Xiphophorus*, *Betta*, *Badis*) neben braunroten, alkoholbeständigen Körnchen einen gelben, an Körnchen gebundenen, in Alkohol sehr leicht und vollkommen löslichen Farbstoff, ein Lipochrom. Besonders interessant in diesem Falle war, daß sich die Bewegung der braunroten Körnchen zentralwärts unabhängig vom gelben Pigment vollziehen kann. Schließlich sei noch angeführt, daß DEGNER (1912) in Chromatophoren bei Crustaceen feste Körner in einer flüssigen, anders gefärbten Grundmasse beobachtete.

Die verschiedenen Formen der Allophoren weisen darauf hin, daß ihr Farbstoff Bewegungen unterliegen kann; ob es sich um intracelluläre Körnchenwanderungen handelt oder um Formveränderungen der ganzen Zelle, muß ich dahingestellt sein lassen; nach den Beobachtungen von BALLOWITZ (1913) bei Knochenfischen wird die erste Annahme auch für unser Objekt wohl zutreffen.

Sehr auffällig ist die Ähnlichkeit des Farbtones der roten Lipochromzellen mit entsprechend gefärbten Allophoren (vgl. Fig. 1 u. 4, Taf. 1). Es bleibt zu erwägen, ob es sich nicht um den gleichen Farbstoff handelt, der an ein verschiedenes, bei den Allophoren nicht in Alkohol lösliches Substrat gebunden ist. Auch BALLOWITZ (1913, p. 208) erwähnt, daß der rotbraune, in Alkohol unlösliche Farbstoff sich nicht sehr von dem Farbton unterscheidet, den die gewöhnlichen, nicht alkoholbeständigen Erythrophoren unter dem Mikroskop oft darbieten. —

Die Haut ganz junger Blindschleichen (s. S. 15) ist ein geeignetes Objekt, um die Farben der Guanophoren der Subepidermis bei durchfallendem Licht zu beobachten (vgl. SCHMIDT, 1912a); man sieht im hellen Rückenfeld (s. u.) rot, gelb, grün, blau auftreten, und zwar wiederholt sich die Anordnung der Farben innerhalb jeder Schuppe in gleicher Weise. Dies hängt wohl mit der Krümmung der Schuppe zusammen, die in ihren verschiedenen Teilen die Guaninkörnchen unter verschiedenem Winkel dem Licht dar-

bietet. Daß die Farbe der Körnchen sich je nach dem Einfallswinkel des Lichtes ändert, läßt sich bei exzentrischer Stellung und Rotation der Blende im ABBÉ'schen Beleuchtungsapparat feststellen. Alles das spricht dafür, daß die Farben Interferenzfarben sind.

Meist sind die Guanophoren zu dicht gelagert, um als einzelne Zellen kenntlich zu sein; sie bieten gewöhnlich das Bild einer regellosen Anhäufung von größeren und kleineren Schollen dar. Am gefärbten Totalpräparat treten ihre Kerne hervor; bei Hämatoxylinfärbung nehmen die Zelleiber dabei einen rötlichen Ton an, der wohl auf eine Tinktion ihres Plasmas zurückzuführen ist (Fig. 17, Taf. 1).

#### **b) Anordnung der Komponenten und ihr Anteil am Farbenkleid des Jungen und Erwachsenen; Farbenwechsel.**

Nach Form und Lage lassen sich die Melanophoren der Blindschleiche in 3 Gruppen unterscheiden, die als epidermoidale, subepidermoidale und untere Melanophoren kurz bezeichnet seien.

Die epidermoidalen Melanophoren finden sich auf der Rückenseite, nehmen nach den Seiten des Körpers hin an Zahl ab und scheinen auf der Bauchseite gänzlich zu fehlen. Sie liegen intercellulär im Stratum Malpighii und entsenden ihre Ausläufer in die Zellücken hinein. Dadurch, daß die Ausläufer präformierte Bahnen, die Intercellularlücken, einhalten, ist das Verästelungsbild der epidermoidalen Melanophoren von der Fläche gesehen ein sehr charakteristisches (vgl. auch THILENIUS, 1896, tab. 17 fig. 12). Die Verzweigung stellt gleichsam einen Ausguß der Zellücken dar, und die Melanophoren ähneln Gittern mit mehr oder minder geschlossenen Maschen, deren Hohlraum den von den Ausläufern umgriffenen basalen Epidermiszellen entspricht (s. Textfig. Ba). Hin und wieder trifft man Zellen, die nicht ganz im Stratum Malpighii sich befinden, sondern gerade auf der Epidermis-Cutisgrenze liegen, einen Teil der Ausläufer zwischen die basalen Epithelzellen, die anderen in die Subepidermis entsenden. Bei Pigmentballung sind die Zellen sehr klein, messen  $8\ \mu$  und weniger. In diesem Zustand (Textfig. Bb) liegt der Kern oft seitlich von der Hauptmasse des Pigments, nur von einem dünnen Belag von Pigmentkörnchen nach außen umhüllt. In der Pigmentansammlung selbst tritt alsdann oft als ein feiner heller Punkt, die Sphäre, hervor (Textfig. Bb, Zelle unten rechts).



Fig. B.

Fig. B. *Anguis*, Melanophoren. a expandierte epidermoidale Melanophoren aus dem hellen Rückenfeld eines 11,5 cm langen Exemplars. b dasselbe, aber kontrahiert, von einer 14 cm langen Blindschleiche; in einer Zelle Kern und Sphäre als helle Stellen sichtbar; c subepidermoidale Melanophoren einer 14 cm langen Blindschleiche aus dem hellen Rückenfeld. d untere Melanophoren einer 11,5 cm langen Blindschleiche; e dasselbe, aber weniger expandiert, von einem 14 cm langen Exemplar. a—c u. e 600:1, d 280:1.

Fig. C. *Anguis* von 11,5 cm Länge. Transversales Hautstück nach Zerstörung der Guanophoren in der Ebene ausgebreitet. 15:1. *Rl* dunkle Rückenlinie. *R* helles Rückenfeld. *S* das auf späteren Stadien helle Seitenfeld. *B* Bauchseite.

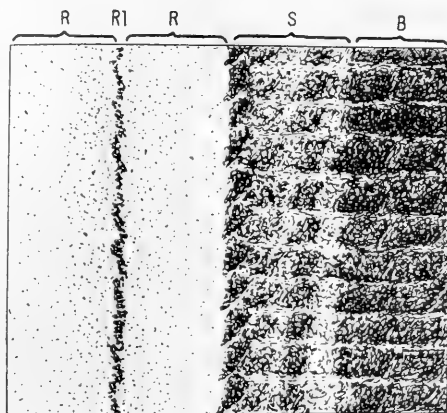


Fig. C.

Die epidermoidalen Melanophoren unterscheiden sich auch, abgesehen von ihrer Lage und der damit zusammenhängenden Verzweigungsform, durch ihre geringe Größe und schwache Färbung von den übrigen schwarzbraunen Chromatophoren; es sind nicht etwa zufällig ins Epithel gelangte Melanophoren der Subepidermis, sondern sie stellen eine der Epidermis eigene Melanophorenart dar. Wenn STEHLI (1910, p. 751, 753, 755) behauptet, daß diese Pigmentzellen sich in der Epidermis des ausgewachsenen Tieres nicht mehr vorfinden, sondern in die oberste Grenzschicht der Cutis hinabgewandert seien, so kann ich dem nicht beistimmen. Ich habe sie bei Tieren von 14 und 17 cm an Schnitten und am Totalpräparat bei noch größeren, vollkommen ausgewachsenen Exemplaren nachgewiesen. Auf allen Stadien war der charakteristische Unterschied in Größe und Färbung gegenüber den Chromatophoren in der Cutis erhalten; nirgends boten sich Übergänge zwischen diesen beiden Melanophorentypen dar. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, daß sich epidermoidale und subepidermoidale Melanophoren von einer gemeinsamen, embryonalen Ausgangsform her entwickeln.

Bei ihrer geringen Größe und schwachen Färbung spielen die epidermoidalen Melanophoren, die ja überdies auf die Rückenseite beschränkt sind, im Farbenkleid nur eine sehr untergeordnete Rolle. Dieses wird vielmehr, soweit von den Melanophoren abhängig, von den subepidermoidalen bestimmt. Sie bilden in der Subepidermis, dicht unter der Epidermis gelegen, auf der Rückenseite (s. *M*, Textfig. N) eine lockere Lage, auf der Bauchseite (Fig. 48, Taf. 4) dagegen eine sehr dichte Schicht, an der manchmal kaum einzelne Zellen unterscheidbar sind. In kontrahiertem Zustand fast 3 mal so groß wie die epithelialen Chromatophoren, besitzen sie in expandiertem kurze, vielfach verästelte Ausläufer, die gegen das Epithel emporstreben. In der Flächenansicht (Textfig. Bc) sieht man, daß die Ausläufer oft rundliche Lücken zwischen sich einschließen, die von den Guano-phoren und durchtretenden Bindegewebsfasern erfüllt sind; die Kerne erscheinen als helle Stellen; die Zellen scheinen immer einkernig zu sein.

Nicht minder charakteristisch ist die Form der unteren Melanophoren, die, unter den Hautknochen im straffen Corium und in der Subcutis gelegen, am Farbenkleid keinen Anteil nehmen. Ihre Ausläufer erstrecken sich sowohl zwischen den Fasern, die von Schicht zu Schicht in der Verlaufsrichtung wechseln, als auch zwischen den Schichten selbst, sind daher stark abgeplattet und er-



scheinen in der Flächenansicht der Haut teils von der Kante (Textfig. Be), teils von der Fläche (Textfig. Bd). Typisch für diese Melanophoren ist, daß ihre Ausläufer sich in zwei fast aufeinander senkrechten Richtungen erstrecken (Textfig. Bd u. e), die mit dem Verlauf der Bindegewebsfasern übereinstimmen. —

Bekanntlich weicht das Farbenkleid der ganz jungen Blindschleiche ziemlich stark von dem der erwachsenen ab. In der Mittellinie des Rückens zieht eine feine schwarze Linie, die am Hinterkopf in einen schwarzen Fleck ausläuft; ich bezeichne sie kurz als dunkle Rückenlinie (*RL*, Textfig. C). Links und rechts ist sie von einem hellen Band eingefasst, das ein „helles Rückenfeld“ bildet, welches durch die dunkle Linie halbiert wird (*R*). Wie das helle Rückenfeld gegen die dunkle Linie scharf und kontrastreich abgesetzt ist, so hört es auch nach den Seiten des Körpers (*S*) zu gut begrenzt auf. Die Seiten sind wie die Bauchseite (*B*) schwarz, und nur hier und da treten kleine helle Fleckchen in letzter auf.

Nach LEYDIG (1872, p. 244) kann schon im ersten Jahre das helle Rückenfeld in ein schönes Kastanienbraun sich umsetzen, und mehrere dunkle Streifen können sich davon abheben. Auch auf der Bauchseite, die bisweilen in ein schwaches Blauschwarz übergeht, können helle und dunkle Streifen bemerkbar werden. Später macht sich nach diesem Autor eine große Mannigfaltigkeit in der Abschattung des Grundtones und in dem Vor- und Zurücktreten der Längsstreifen bemerkbar, so daß beinahe kein Tier dem anderen völlig gleicht. Bemerkenswert ist nach meinen Beobachtungen ferner, daß bei älteren Tieren überwiegend eine Aufhellung der Körperseiten stattfindet, so daß an das helle Rückenfeld zwei helle Seitenfelder (*S*, Textfig. C) sich anschließen. Immer aber bleibt das helle Seitenfeld jederseits durch eine dunklere Grenze gut gegen das Rückenfeld abgesetzt. Auch auf der Bauchseite, besonders im Schwanzabschnitt, sind manche Tiere bedeutend heller geworden und weisen abwechselnd helle und dunkle Streifen auf. Auf die zahlreichen Modifikationen des Farbenkleides, die rein systematisch bzw. phyletisch von Interesse sind, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Die Haut verschiedener Altersstufen (mit Erhaltung und zum Vergleich nach Zerstörung der Guanophoren) zu Totalpräparaten in Balsam verarbeitet, gibt Aufschluß über die Veränderungen, die sich im nachembryonalen Leben am Farbenkleid abspielen.

Wir untersuchen zunächst das Jugendkleid der eben ausgeschlüpften Blindschleiche. Die dunkle Rückenlinie beruht auf einer stärkeren Anhäufung sehr expandierter subepidermoidaler Melanophoren. Auch die epidermoidalen Melanophoren sind in ihrem Bereich kräftiger entwickelt. Guanophoren dagegen finden sich in der dunklen Rückenlinie nur sehr spärlich, ebenfalls Allophoren und Lipochromzellen. So kommen die Melanophoren zu ungehinderter Farbenwirkung. Bemerkenswert ist, daß die dunkle Rückenlinie den beiden mittleren Reihen großer Schuppen gemeinsam angehört, was sich in ihrem zickzackförmigen Verlauf (s. *Rl*, Textfig. C) ausspricht. Diese Linie ist also unabhängig von der Schuppenanordnung, und man fühlt sich veranlaßt, an eine Beziehung zwischen ihr und den in der dorsalen Mittellinie verlaufenden Blutgefäßen (s. S. 63) zu denken, wie sie von ZENNECK (1894) für die Längsstreifen im Farbenkleid der Ringelnatterembryonen nachgewiesen ist.

Das helle Rückenfeld verdankt seine Entstehung dem massenhaften Vorhandensein von Guanophoren in der Subepidermis; sie rufen makroskopisch ein „eigenthümliches, fast einem zarten Isabell ähnliches Weiss“ (LEYDIG) hervor. Die lebhaften Farben, welche diese Guanophoren in durchfallendem Licht zeigen, wurden schon früher erwähnt (s. S. 11). Die bräunliche Nuance im Isabell ist wohl auf Rechnung der spärlichen und wenig expandierten subepidermoidalen Melanophoren zu setzen. Lipochromzellen und Allophoren fehlen gewöhnlich im hellen Rückenfeld.

Die scharfe seitliche Grenze des Rückenfeldes wird durch das unvermittelte und massenhafte Auftreten vieler expandierter subepidermoidaler Melanophoren bedingt (Textfig. C), die Seiten und Bauch einnehmen. Im Bereich des späteren hellen Seitenfeldes bleiben sie an Masse hinter der Bauchseite zurück, wie man deutlich an Hautstücken erkennt, in denen die Guanophoren zerstört wurden (*S*, Textfig. C). Hier finden sich auch vereinzelte Guanophoren, Allophoren und Lipochromzellen. Ebenfalls auf der Bauchseite kommen median vereinzelte Guanophoren vor, welche die erwähnten hellen Fleckchen (s. o.) erzeugen. Auch die später an Seiten und Bauch etwa auftretenden Längsstreifen sind schon angelegt; sie unterscheiden sich wesentlich von der medianen dunklen Rückenlinie dadurch, daß sie auf einer stärkeren Pigmentansammlung innerhalb der einzelnen, in Längsreihen geordneten Schuppen beruhen; die dunklen Längsstreifen des Rückens kommen in gleicher Weise zustande, treten aber erst auf späteren Stadien auf.

Das Jugendkleid wandelt sich in das der Erwachsenen um, indem zunächst im hellen Rückenfeld die Melanophoren zahlreicher und gehäufter erscheinen und die Isabellfarbe in Kastanienbraun verdunkeln, ferner das Guanin vom Rücken her sich in den Bereich des Seitenfeldes immer mehr ausdehnt, dadurch seine Aufhellung und Absetzung gegen die Bauchseite hervorruft. Schon auf den frühesten nachembryonalen Stadien machen sich bei schwacher Vergrößerung in der Guanophorenschicht helle Linien bemerkbar, die Verzweigung der Blutgefäße. Mit zunehmendem Alter des Tieres werden sie durch ihre Beziehung zu den Rinnen der Knochenschuppen immer deutlicher und rufen in den Schuppen des hellen Rückenfeldes eine netzartige Zeichnung hervor, die in Fig. 18, Taf. 1 bei auffallendem, in Fig. 19, Taf. 1 bei durchfallendem Licht nach Präparaten wiedergegeben ist, an denen die Epidermis entfernt wurde. Man sieht an diesen Zeichnungen ferner, daß die subepidermoidalen Melanophoren als kleine schwarze Pünktchen ziemlich regelmäßig im Guanin verteilt sind. Anders verhält es sich bei den Schuppen aus dem hellen Seitenfeld, von denen in Fig. 20, Taf. 1 eine bei auffallendem, in Fig. 21 die gleiche bei durchfallendem Licht dargestellt ist. Hier liegen die Melanophoren vornehmlich zu einigen dunklen Tupfen geordnet im mittleren Teil der Schuppe. Diese Pigmentanhäufungen sind die durch die Reihenanordnung der Schuppen die erwähnten dunklen es, Längslinien mit den helleren Zwischenräumen herstellen. Nehmen die ursprünglich unbedeutenden Guanininseln der Bauchseite an Ausdehnung zu, so geht deren tiefschwarze Färbung in Blauschwarz über; man findet aber bei erwachsenen Tieren sehr große Unterschiede in der Menge der Guanophoren. Schließlich sei nochmals darauf hingewiesen, daß eine kupferrote Färbung der Seiten auf einer massenhaften Entwicklung von Lipochromzellen bzw. Allophoren beruht (s. S. 6).

LEYDIG (1872, p. 168 u. 244—245) beobachtete albinotische und melanotische Exemplare von *Anguis*. Ein albinotisches Tier zeigte als Grundfarbe von Bauch und Rücken ein helles Weißgrau, das aber durch Farbenwechsel einen gleichmäßig dunklen Ton annehmen konnte. Unter älteren Vorräten des Bonner Instituts, die von LEYDIG herrühren, fand ich ein sehr helles Exemplar von *Anguis*, das vielleicht mit dem von LEYDIG beschriebenen identisch sein dürfte. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigte sich, daß die epithelialen Melanophoren ganz fehlten, die subepidermoidalen in der Mitte des Rückens sehr klein und spärlich, an den Seiten und vor allem am

Bauch etwas reichlicher und stark expandiert waren; auffällig war die starke Entwicklung der Guanophoren auf der Bauchseite.

Wie bei dem albinotischen Exemplar, so stellte LEYDIG (1872, p. 168) bei anderen Blindschleichen einen auf der „Zusammenziehung von Chromatophoren“ beruhenden Farbenwechsel fest, insbesondere Verfärbung von Kastanienbraun in Gelbbraun, von Braun in Mäusegrau, ferner das Auftreten von dunklen Längsstreifen.

### 3. Epidermis.

#### a) Historisches.

LEYDIG (1868, p. 68f. u. p. 84) stellte fest, daß die äußerste helle Lage der Epidermis, nach seiner Meinung weder durch Essigsäure noch Kalilauge in Zellen zerlegbar, also eine Cuticula, auf der freien Fläche eine Skulptur besitzt, die am freien Rand der Schuppen mehr von dicht welligem Aussehen, einwärts eher von schuppiger Zeichnung ist und deren Linien die Haut im Profil gezackt erscheinen lassen. Unter der „Cuticula“ breitet sich nach ihm eine aus Zellen bestehende Schicht aus, deren Elemente gewöhnliches granulöses oder durch einen fettartigen Inhalt trübweißliches Aussehen besitzen. Die fettige Masse erfüllt meist in Gestalt größerer oder kleinerer Krümelchen oder Körnchen die Zellen dergestalt, daß kaum mehr die Zellenlinien sich erhalten. Diese Körnchen (LEYDIG, 1873) erscheinen entweder mehr in der Beschattung des Fettes oder von mattglänzendem Aussehen. Eine eigentümliche Krankheit, welche die Epidermis mancher Individuen befällt und darin besteht, daß einzelne oder mehrere der Hornschuppen den Glanz verlieren, trübe werden, wie wenn ein weißlicher Stoff sich darunter ansammelte, sich in die Höhe spreizen, wie vertrocknet und schrundig aussehen, scheint nach LEYDIG (1872, p. 15) auf einer Wucherung dieser fettigen Zellschicht zu beruhen. Meist gingen solche Tiere zugrunde, manche entledigten sich nach und nach der kranken Oberhaut, obschon sie schwerer abging als an den gesunden Partien. Auf die fetthaltige Schicht der Epidermis folgt eine helle untere Lage (LEYDIG, 1872, p. 69).

Am freien Rand der Schuppen ziehen luftgefüllte Räume von unregelmäßig spongiöser Form hin, die der Duplikatur der „Cuticula“ angehören. Auf ihnen beruht, daß frische Schuppen ins Wasser getaucht, an ihrem Rande silberglänzend erscheinen (LEYDIG, 1868, fig. 35).

An den Hautstellen, wo die Schuppen sich decken, findet sich an Stelle der „Cuticula“ eine gewöhnliche zarte Epidermis, aus isolierbaren Epidermisplättchen gebildet. Auch diese sind zum Teil lufthaltig (fig. 21, 22, LEYDIG, 1868) und in deutlicher Weise von einer größeren Öffnung durchbohrt.<sup>1)</sup> An den Schuppen des Bauches ist die pneumatische Zone besonders breit, bei großen Individuen stärker entwickelt als bei jungen, bei einem frisch gehäuteten Exemplar fehlte sie.

Die Häutung geschieht bei den Blindschleichen im ganzen; die Tiere streifen nach Art der Schlangen ein völliges „Natternhemd“ ab (LEYDIG, 1872, p. 15).

KERBERT (1876, p. 213 u. f.) fand in der „Epitrichialschicht“, unserem Oberhäutchen, außer den feinen, welligen gezackten Linien, die mehr oder weniger quer zur Längsrichtung der Schuppe verlaufen und bei genauer Beobachtung deutlich miteinander in Verbindung stehen, parallel mit der Längsachse der Schuppe hervortretende Leisten, allerdings hauptsächlich bei den Ophidiern, wo sie auch LEYDIG (1873) bekannt waren. Die Querleisten sind nach ihm wirkliche Zellkonturen, die Epitrichialschicht keine Cuticula. Die Zellränder sind fein gezackt oder wellig nach oben hin umgekrümmt. Die Längsleisten sind nach KERBERT lokale Erhebungen des Zellkörpers, die regelmäßig in Linien angeordnet sind. Auch KERBERT beobachtete die körnchenhaltigen Zellen der Epidermis, konnte aber die Fettnatur der Körnchen nicht nachweisen. Als Stratum lucidum bezeichnet KERBERT den unteren Teil der Hornschicht. Der Autor (p. 242) prüfte auch die Epidermis einer eben ausgeschlüpften Blindschleiche und kam zum selben Ergebnis wie bei den Schlangen. Zu äußerst findet er hier die Epitrichialschicht, dann die Hornschicht, darunter eine neue Hornschicht mit ihrer Epitrichialschicht und dann das Rete Malpighii. Bei ausgewachsenen Exemplaren von *Anguis* sah er nie eine Cuticula zwischen alter und neuer Hornschicht, sondern immer eine deutliche Zellschicht mit Kernen. Bildung der Epitrichialschicht ist nach KERBERT der erste Vorgang bei der Entstehung der Epidermis, Bildung der Epitrichialschicht ist auch wieder der erste Vorgang bei Entstehung einer neuen Hornschicht. Die Bildung der Hornschichten ist ihm eine Wiederholung der Epidermisbildung beim Embryo.

BATELLI (1880) gelang es, bei *Anguis* mit der RANVIER'schen Ver-

---

1) Ich habe diese Öffnungen nicht auffinden können.

goldungsmethode intraepitheliale Nervenendigungen nachzuweisen. Die Nerven gehen von dem im subcutanen Gewebe gelegenen Stämmen aus, verlaufen mit den Bindegewebsbündeln zur Epidermis empor, verzweigen sich dicht unter ihr und treten als marklose Fasern in die Epidermis ein. Sie lassen sich bis zu den gezähnten Zellen der oberen Schicht des Stratum Malpighii verfolgen und endigen zwischen den Zellen mit kleinen Endknöpfchen.

Nach MAURER (1895, p. 221) lassen sich dort, wo die Hornschuppe ihre größte Mächtigkeit erreicht, manchmal mehrere Epidermisgenerationen übereinander nachweisen, deren jede aus Stratum intermedium, St. corneum und Oberhäutchen besteht. Die unterste Epidermisgeneration liegt über der basalen Zellenlage, die sich von der Cutis scharf abgrenzt. Ihr Stratum intermedium besteht nur aus einer Lage flacher, heller, körnchenhaltiger Zellen, ihr Stratum corneum aus etwa 10 Zellenlagen, deren Elemente flache Scheiben mit zugeschärften Rändern, im Schnitt spindelförmig sind, einen Mantel von noch weicher Hornsubstanz und ein mit glashellen Tröpfchen erfülltes Zentrum besitzen, das den flachovalen Kern mit großen Kernkörperchen enthält. Das Oberhäutchen dieser Generation besteht aus Zellen, die ebenso breit wie dick sind, deren seitliche Grenzen schräg verlaufen, so daß man schon versteht, wie sie später sich dachziegelig deckende, schuppenartige Gebilde darstellen werden. Die Kerne dieser Zellen erscheinen auf dem Schnitt kreisrund und klein. Bei isolierten Elementen erkennt man, daß ihre Form wie der Zellkörper lang gestreckt ist. Der Zellkörper ist fein granuliert und färbt sich etwas dunkler aber in der gleichen Farbennuance wie die Mantelschicht der Zellen des darunter gelegenen Stratum corneum. Daraus ergibt sich, daß diese Oberhäutchenzellen gänzlich verhornen. Auf der Oberfläche der Oberhäutchenzellen kann man noch den unendlich feinen Cuticularsaum nachweisen, der sich über die ganze Lage wegzieht. Dann folgt nach MAURER die nächst ältere Epidermisgeneration, in welcher der Verhornungsprozeß weiter fortgeschritten ist, indem in der Hornschicht der größte Teil des Zellkörpers von der Peripherie her verhornt, der Kern, von einigen glänzenden Körnchen umgeben, geschrumpft ist. Die Zellen des Oberhäutchens sind sehr klein geworden und lassen keine Kerne mehr erkennen. In der dritten Epidermisgeneration, welche bei der nächsten Häutung abgeworfen wird, bilden die Zellen des Stratum intermedium eine feine helle Zone mit Resten der Zellkerne und Körnchen (unsere lockere Hornschicht); in dieser Schicht findet

die Ablösung der oberflächlichen Lagen bei der Häutung statt. Das Stratum corneum zeigt die Zellen so dicht zusammengefügt, daß man ihre Grenzen nicht erkennt. Nur eine feine unregelmäßige Horizontalstreifung und Pigmentkörnchen in strichweisen Schichten sieht man in ihr. Das Oberhäutchen besteht aus unendlich feinen Hornschüppchen, welche sich nach hinten dachziegelartig decken. Eine darüber hinwegziehende Cuticula, welche eine nicht durch Grenzen unterbrochene kontinuierliche Schicht darstellt, ist als feiner Saum nicht zu erkennen. Sie soll erst hervortreten, wenn man einen Schnitt in starker Natronlauge erhitzt, wobei auf WOLFF's (1889) Befunde hingewiesen wird. — Wir werden MAURER's Darstellung in vielen Punkten bestätigen können; indessen haben wir immer nur 2 Epidermisgenerationen übereinander gefunden und glauben, wie früher (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 660), daß die von MAURER als mittlere Epidermisgeneration gedeutete Lage des Epithels noch zur lockeren Hornschicht gehört. — An der Unterfläche der Schuppen wie an dem von der vorhergehenden Schuppe bedeckten Teil der oberen Fläche findet MAURER die Schichtung geringer; nur 2 Epidermisgenerationen liegen übereinander, was darin seinen Grund haben soll, daß in der Tiefe die Ausbildung der Schichten noch nicht so weit gediehen ist. Das oberflächliche Stratum corneum ist dünner, zerfasert, so daß es nicht eine so feste Schicht darstellt. Besonders zeigen sich die Elemente des Stratum intermedium verschieden, indem sie auch unter dem oberflächlichsten Stratum corneum große kuglige Zellen sind, deren Leib dicht mit hellen, ziemlich großen Körnern erfüllt ist.

MAURER (1892, p. 743) hat auch die Epidermis von Embryonen, die bereits deutliche Schuppen besaßen, untersucht. Auf der Unterseite der Schuppe fand er meist dreischichtiges Epithel, das in der Nähe der Schuppenwurzel mehrere unregelmäßige Falten bildet. Die tiefste Epidermislage ist aus kubischen Zellen gebildet, daran schließen sich 2 Lagen platter Zellen, die oberste verhornt. Im Epithel der Unterfläche liegen in jeder Schuppe und auf jedem Schnitt in der Nähe der Schuppenbasis einige große Zellen, die der mittleren Schicht ihrer 3 Lagen angehören. Sie sind kuglig, haben kugligen Kern, und ihre Zellkörper sind mit sehr zahlreichen, kleinen, stark lichtbrechenden, farblosen Körnern erfüllt. Die Zellen gleichen ganz den einzelligen Drüsen, wie sie in der Epidermis der Fische und Amphibien so häufig vorkommen, erreichen nie die freie Oberfläche, sondern liegen mitten im Epithel wie die



LEYDIG'schen Zellen bei Amphibien. — MAURER (1895, p. 208) hält die chemische Natur der Körnchen in den Körnchenzellen für fettig, für eine einfachste Art von Hauttalg, da sie sich nicht wie die Keratohyalinzellen der Säugetierepidermis mit Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin dunkel violett färben, sondern hell bleiben (p. 209); er stützt sich dabei besonders auf die Befunde bei Schlangen (*Tropidonotus*).

ERNST (1896, p. 695) hatte auch anscheinend die Körnchenzellen im Schuppenwinkel bei den Blindschleichen vor sich, wenn er in den Buchten unter den Schuppen abgeteilte Brocken und Schollen fand, die, nach ihrer Größe und Gestalt zu urteilen, einzelnen Zellen entsprechen. Sie färbten sich zum Teil mit der GRAM'schen Bacterienmethode, zum Teil nicht; im allgemeinen lagen die gefärbten (nach ERNST werdendes Horn darstellenden) tiefer als die ungefärbten, ausnahmsweise auch einmal ungefärbte zwischen blassen.

STEHLI (1910) unterscheidet an der Epidermis der Blindschleiche die dünne Epitrichialschicht mit etwas unregelmäßig gezähnten Kanten, die Hornschicht mit der unteren hellen Lage und das Rete Malpighii (p. 750). Er bestätigt für die Häutungsvorgänge in manchen Punkten die Beobachtungen KERBERT's. Manche im Text bei STEHLI angegebenen Details der Epidermis lassen sich an den zitierten Abbildungen nicht oder nur sehr undeutlich erkennen; auf die eingehende Darstellung der Blindschleichenepidermis von MAURER läßt STEHLI sich nicht ein.

#### b) Epidermis des Embryos von 7—8 cm.

Am Ende der Embryonalperiode erreicht die Epidermis bei der Blindschleiche zum ersten Male ihre volle Ausbildung. Sie weist alsdann außer dem Stratum Malpighii eine aus Hornschicht und Oberhäutchen bestehende, erste Epidermisgeneration auf. Darin unterscheidet sie sich aber wesentlich von der Epidermis des Erwachsenen, daß das Oberhäutchen nicht die freie Fläche der Haut darstellt, sondern von einer sehr dünnen Hornlage überdeckt ist, die am ehesten noch KERBERT's Namen Epitrichialschicht tragen könnte, die wir aber als fötales Stratum corneum oder fötale Hornschicht bezeichnen wollen (vgl. MAURER, 1895, p. 203). Das durch bestimmte Form der Zellen und anderer Eigentümlichkeiten ausgezeichnete Oberhäutchen (s. u.) entsteht nämlich beim

Embryo genau so wie bei den Häutungen des Erwachsenen im Innern des Epithels. Bei den Geckoniden, bei denen das Oberhäutchen der Träger der Epithelfaserborsten ist, ist dieses Verhalten auffälliger und zunächst von BRAUN (1877) für die Borsten der Haftlappen erschlossen worden. Die Oberfläche der embryonalen Epidermis besitzt bei den Geckoniden keine Epithelfaserborsten und demnach keine dem Oberhäutchen des Erwachsenen vergleichbare Bildung (W. J. SCHMIDT, 1913, p. 440). Entsprechendes gilt aber auch für die Blindschleiche und zweifellos für alle Reptilien mit Oberhäutchen. Die erste Lage verhornter Zellen, welche die embryonale Epidermis liefert, stellt nicht das Oberhäutchen der ersten Generation, sondern das fötale Stratum corneum dar, das kurz vor oder nach dem Ausschlüpfen abgestreift wird und das unter ihm, also im Innern der Epidermis, gebildete Oberhäutchen zutage treten läßt.

Am reichsten entfaltet ist die Epidermis der freien Schuppenoberseite (Fig. 23, Taf. 2). Ihr Stratum Malpighii (*StrM*) besteht aus einer basalen Cylinderzellenschicht (*bZ*) und 2—3 Lagen abgeplatteten Zellen (*pZ*).

Die basalen Cylinderzellen zeichnen sich durch ihre Größe und geringe Färbbarkeit des Cytoplasmas aus, so daß sie schon bei schwachen Vergrößerungen auffallen (Fig. 22, Taf. 2). Gegen die Cutis schließen sie meist mit gerader Linie ab, nach außen gegen die abgeplatteten Zellen mit einem auf- und absteigenden Kontur, so daß sie bald höher bald niedriger sind. Im Querschnitt (Fig. 24, Taf. 2) sind diese Zellen polygonal, also räumlich betrachtet prismatisch. Ihr Kern (*K*) paßt sich der Zellform an und läßt bei Eisenhämatoxylin-Färbung sehr deutlich einen, selten mehrere Nucleolen, im übrigen aber wenig gefärbtes Material, Chromatin, erkennen. Das Cytoplasma enthält zahlreiche, leicht geschlängelte, in der Hauptachse der Zelle verlaufende Plasmafasern (*bZ*, Fig. 23 u. 33, Taf. 2), die sich ganz überwiegend in der Peripherie der Zelle halten, wie aus Flachschnitten (Fig. 24, Taf. 2) hervorgeht: sie erscheinen quer durchschnitten als Punkte, welche den Umkreis der Zelle einsäumen. An parallel getroffenen Fibrillen (Fig. 33, Taf. 2) läßt sich ihre Lage in der Zelle nicht so leicht feststellen, da auch bei mittlerer Einstellung auf die Zelle die tiefer und höher, in ihrer Peripherie, gelegenen Plasmafasern durchschimmern. Zwischen den Cylinderzellen befindliche Zelllücken und -brücken habe ich nicht so gut wie beim Erwachsenen (s. S. 29) feststellen können. Gegen die abgeplatteten

Zellen sind die Cylinderzellen durch punktförmige Brücken (Brückenkörner) abgegrenzt, in welche die Plasmafasern eintreten (Fig. 23, Taf. 2).

Zwischen den basalen Epidermiszellen zerstreut trifft man einzelne, die sich durch ihre schlanke Form und ihren im Schnitt strichförmigen Kern auszeichnen (X, Fig. 22, Taf. 2). Fast auf jedem Schnitt findet man eines oder mehrere dieser Elemente. Ihr Plasma färbt sich dunkler. An der leicht verbreiterten Basis dieser Zellen erscheint die Abgrenzung der Epidermis gegen die Cutis nicht mit der Bestimmtheit wie sonst. Vielmehr gewinnt man manchmal den Eindruck, als ob die Cutis sich in Form dieser Zelle ins Epithel hineinerstrecke. Im oberen Teil der Zelle, über dem Kern, tritt manchmal eine vacuolenartige, helle Stelle auf. Ich glaube nicht, daß es sich in den beschriebenen Elementen um Zellen mit dichter Plasmafaserung handelt (vgl. W. J. SCHMIDT, 1913, p. 409—410); es wäre zu erwägen, ob es nicht Anlagen glatter Muskelzellen sind, wie sie MAURER (1895, tab. 5 fig. 8, 9, 10; tab. 6 fig. 1 u. 2, p. 139) in der Haut des Frosches schildert; dort nehmen diese Zellen ihren Ursprung vom Ectoderm; auch bei *Lacerta* sollen nach MAURER (1895, p. 206) glatte Muskelzellen in der Subepidermis vorkommen.

Die abgeplatteten Zellen, die obere Lage des Stratum Malpighii, erscheinen im Querschnitt ( $pZ$ , Fig. 23, Taf. 2) spindelförmig, in der Flächenansicht (Fig. 25, Taf. 2) unregelmäßig polygonal begrenzt. Aus beiden Bildern ergibt sich, daß sie in Wirklichkeit Scheiben mit dicker Mitte und allseits zugeschärfem Rand sind. Indem die verdünnten Ränder der benachbarten Zellen sich über- und untereinander schieben, entsteht das auch für die Hornschicht charakteristische Schichtungsbild im Schnitt. Bemerkenswert ist, daß die Polygone, welche die Umrisse der polyedrischen Zellen in Flächenansicht darstellen (Fig. 25, Taf. 2), wesentlich größer sind als die entsprechenden Umrisse der basalen Cylinderzellen (Fig. 24, Taf. 2); das hängt mit der Abplattung dieser Zellen zusammen und tritt in entsprechender Weise bei einem Vergleich der korrespondierenden Ansichten von abgeplatteten und Hornzellen (Fig. 28, Taf. 2) hervor, worauf hier schon hingewiesen sei. Auch die Kerne ( $K$ ) der Zellen, die in ihrem sonstigen Verhalten denen der Cylinderzellen gleichen, werden abgeplattet und liegen mit ihrem längeren Durchmesser der Fläche der Haut parallel. Der Widerstand, den sie der Abplattung entgegensetzen, bewirkt, daß die Mitte der Zelle

weniger zusammengedrückt wird und so die vorhin geschilderte Form der Zellen zustande kommt. Erst wenn der Kern schwindet, wie in der kompakten Hornschicht des Erwachsenen, wird die Zelle zu einem platten Hornschüppchen zusammengepreßt. Die abgeplatteten Zellen besitzen dunkler färbbares Zellplasma als die Cylinderzellen. Sie sind allseits durch scharf tingierbare Brückenkörner voneinander abgesetzt, die im Querschnitt (*B*, Fig. 23, Taf. 2) und in der Aufsicht (Fig. 25, Taf. 2), im letzten Fall auch in der Fläche der Zelle als mattere Punkte nachweisbar sind. Von Plasmafasern konnte ich in diesen Zellen nichts erkennen.

Die erste definitive Hornschicht (*H*, Fig. 23, Taf. 2) läßt noch nicht wie beim Erwachsenen einen kompakten und lockeren Teil unterscheiden. Was bis jetzt gebildet ist, entspricht, weil unmittelbar auf das Oberhäutchen folgend, der kompakten Hornschicht. An ihrer unteren Grenze geht sie durch weniger stark verhornte Elemente ins Stratum Malpighii über (Fig. 22 u. 23, Taf. 2). Die Zellen der Hornschicht ähneln in ihrer Form den abgeplatteten des Stratum Malpighii, sind aber noch stärker abgeflacht (Fig. 26 u. 27, Taf. 2), was sich auch in dem oft deutlichen Absetzen des kernhaltigen Teiles der Zellen von der platten Randzone ausprägt. Die Verhornung setzt in der Peripherie der Zelle ein und schreitet gegen das Innere fort, indem zunächst nur eine dünne, einer starken Zellwand vergleichbare Hornrinde auftritt, die allmählich zu einem dicken Hornmantel wird. Die verhornende exoplasmatische Schicht ist durch starke Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin ausgezeichnet, macht dadurch schon bei schwachen Vergrößerungen diese Zone der Epidermis kenntlich (Fig. 22, Taf. 2) und läßt nur bei starker Differenzierung der Farbe besonders bei Nachfärbung mit Eosin Einzelheiten hervortreten.

Bei beginnender Verhornung (Zelle von der unteren Grenze der ersten Epidermisgeneration, Fig. 26, Taf. 2) zeigt sich im Umfang der Zelle ein dünner körniger schwarzer Saum, der nach ihrem verjüngten Rand zu an Dicke abnimmt. In den höher gelegenen Zellen ist er viel dicker geworden und erscheint von nicht ganz regelmäßigen, scharfen, dunklen Querstrichen durchsetzt (Fig. 27, Taf. 2). Die Querstriche der gegenüberliegenden Zellseiten lassen oft eine Verbindung durch feine Fädchen erkennen, die den mittleren unverhornten Teil der Zelle durchsetzen, ein Verhalten, das ich auch bei *Uroplatus* (W. J. SCHMIDT, 1913) festgestellt habe. Diese Fädchen sind Plasmafasern, die sich in der Hornrinde der Zellen als die

erwähnten dunklen Querstriche darbieten. Man sollte nun erwarten, in der Flächenansicht der Zellen den dunklen Querstrichen als Punkten wiederzubegegnen. Das ist aber nie der Fall; vielmehr zeigen die Hornzellen in der Aufsicht ein stark färbbares, sehr engmaschiges Netz (Fig. 28, Taf. 2). Daraus geht hervor, daß die Plasmafasern in der Peripherie der Zelle zu einem Gitter zusammentreten, und damit erklärt sich auch die Unregelmäßigkeit, welche die dunklen Striche des Hornmantels im Querschnitt zeigen. Diese Befunde erinnern sehr an die von M. IDE am Epithel des Blättermagens des Rinderembryos, wo in der derberen Grenzschicht der Zellen eine netzartige Differenzierung auftrat. Ähnlich auch hat HEIDENHAIN in der Embryonalanlage des Rinderhufes an denjenigen Zellen, die den Übergang zur Hornschicht vermitteln, eine scheinbar feinporige Membran beobachtet. Die anscheinenden Poren sind dünnere, durchscheinende Stellen der Grenzschicht der Zellen; die sie trennenden, derberen Wandteile dürften aus der Verbreiterung und gleichmäßigen Ausgestaltung des ursprünglich vorhandenen Netzes der Plasmafasern hervorgegangen sein (vgl. hierüber M. HEIDENHAIN, 1911, p. 966).

Das nicht der Verhornung anheimgefallene innere Plasma der Hornzellen färbt sich wie das der abgeplatteten Zellen und umschließt den abgeplatteten Kern, der mit oberer und unterer Seite den Hornmantel berührt. Im Kern sind der Nucleolus und spärliche Chromatinbestandteile nachweisbar.

Das Oberhäutchen der ersten Epidermisgeneration (O, Fig. 23, Taf. 2) besteht aus einer einfachen Lage von Zellen, die nicht wie die Hornzellen nach den Rändern hin verdünnt sind, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung gleiche Stärke behalten, also dicken Platten ähneln, die mit ihren Seitenkanten zusammenstoßen. Die seitlichen Zellgrenzen erscheinen als zarte, ziemlich gleichmäßige Abstände einhaltende Striche (*Zw*), die senkrecht zur Oberfläche der Haut gerichtet wird. Das Plasma der Oberhäutchenzellen läßt auf diesem Stadium (s. S. 36) keine faserigen Differenzierungen, wohl aber eine Gliederung in eine untere helle und obere dunkle Zone erkennen, die sich in die Dicke der Zelle teilen. Im unteren hellen Abschnitt liegen die noch wohl erhaltenen Kerne des Oberhäutchens. Die obere dunkle Zone stellt eine intracelluläre Differenzierung, keineswegs eine extracelluläre Cuticula dar und ist wohl in eine Reihe zu stellen mit dem gestrichelten Saum des Ober-

häutchens, den MAURER (1895, p. 208) bei *Lacerta* und ich bei *Voeltzkowia* (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 665) festgestellt haben.

Auf das Oberhäutchen folgt noch nach außen das fötale Stratum corneum (fH, Fig. 23, Taf. 2), eine aus sehr stark abgeplatteten Zellen bestehende Schicht, in der man hier und da einen ganz flachen Kern (K), im Schnitt einem dunklen Strich ähnlich, unterscheiden kann. An manchen Stellen hat es sich von seiner Unterlage abgehoben und erweist sich als mehrschichtig. Im Schnitt erscheinen die Zellgrenzen bei Eisenhämatoxylinfärbung als feine Punkte. Man muß sich indessen hüten, das dem Integument oft in Fetzen sehr fest anhaftende, durch den Gehalt an Muskelfibrillen charakterisierte Amnion mit ihm zu verwechseln. Die Oberkante der Epidermis erscheint durch feine aufliegende Körnchen etwas rauh. Diese Körnchen markieren durch ihre Verteilung in der Flächenansicht die Grenzen der oberflächlichsten Zellen und zeigen (Textfig. D), daß sie ganz abweichend vom echten Oberhäutchen (s. S. 31) polygonalen Umriß haben. Die Körnchen färben sich mit Eisenhämatoxylin und DELAFIELD's Hämatoxylin; über ihre Bedeutung kann ich nicht einmal eine Vermutung äußern.

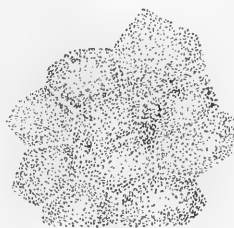


Fig. D. *Anguis*, Embryo von 8 cm. Flächenansicht des fötalen Stratum corneum. 280:1.

Wie aus Fig. 22, Taf. 2 ersichtlich, nimmt die Dicke der Hornschicht zum Schuppenrand und zur Wurzel hin ab, und die Verhornung der Zellen wird schwächer, was sich in ihrer geringeren Färbbarkeit äußert. An der Schuppenwurzel zeigt das Epithel unregelmäßige Faltenbildung (Fig. 22, Taf. 2). Die vom Stratum Malpighii gelieferten Zellen haben nicht den nötigen Raum, sich glatt auszustrecken, sondern werden in der Längsrichtung der Schuppe gestaucht (Fig. 29, Taf. 2). Das zeigt sich vor allem im Verhalten der Kerne der Hornschicht, die, nicht parallel sondern senkrecht zur Fläche der Haut abgeplattet, im mittleren Teil der Zelle eine starke und unvermittelte Hervorwölbung erzeugen. In diesen Zellen lassen sich gewöhnlich gut die den endoplasmatischen Teil durchsetzenden Plasmafasern unterscheiden, da die beiden Hornlamellen weiter als sonst durch die Stauchung voneinander entfernt sind. Außerdem läßt Fig. 29, Taf. 2 (die 3 Zellen aus dem gleichen Niveau der Epidermis darstellt) die allmähliche Abnahme der Verhornung zur Schuppenwurzel hin (nach rechts hin) erkennen.

Die Epidermis der Schuppenunterseite ist charakterisiert durch geringere Dicke, die auf einer kleineren Zahl von Schichten und weniger großen Elementen beruht, ferner durch schwächere Verhornung und damit zusammenhängende weniger scharfe Ausbildung und Sonderung der einzelnen Lagen. Am freien Schuppenrand vollzieht sich der Übergang des Epithels der Oberseite in das der Unterseite ganz unvermittelt. Gegenüber dem Erwachsenen ist hervorzuheben, daß der sich immer mehr verjüngende, nur aus Epithel bestehende äußerste Rand der Schuppe beim Embryo noch nicht ausgebildet ist, sondern anscheinend erst nach Abwerfen der ersten Epidermisgeneration zustande kommt. Vielmehr endigt die embryonale Schuppe mit ziemlich dickem, gerundetem Rand (Fig. 22, Taf. 2). Das Stratum Malpighii (*StrM*, Fig. 30, Taf. 2) besteht aus einer einzigen Lage von Zellen, deren Kerne parallel zur Hautfläche abgeplattet sind. Dann folgen mehrere Lagen von Hornzellen, die nur einen dünnen und schwach tingierbaren exoplasmatischen Mantel besitzen, der die oben erwähnten Querstrichen undeutlich erkennen läßt. Die Zellen sind sehr stark zusammengedrückt, nur an der Stelle des Kernes bauchig ausgewölbt, so daß die Hornschicht parallel verlaufende Linien, die verhornten Anteile der Zellen, aufweist, die hier und da durch zwischengeschaltete Kerne auseinandergedrängt werden (s. Fig. 30, Taf. 2). Da ferner die Hornzellen sich hier oft nicht mit verjüngten Rändern übereinander schieben, sondern abgesehen von der Stelle des Kernes gleiche Dicke einhalten und ähnlich den Zellen des Oberhäutchens seitlich mit schmalen Flächen einander berühren, fehlt das für die Schuppenoberseite charakteristische Schichtungsbild der Hornschicht. Diese letzte Eigentümlichkeit der Hornzellen bedingt, daß auf der Unterseite der Schuppe das Oberhäutchen sich kaum von den übrigen Zellenlagen unterscheidet. Es ist viel niedriger als auf der Oberseite und entbehrt des dunklen Außensaumes. Über ihm folgt das sehr dünne fötale Stratum corneum, das sich im Schuppenwinkel oft abgehoben hat.

Im Epithel der Schuppenunterseite finden sich nahe dem Schuppenwinkel die von MAURER (s. o.) entdeckten körnchenhaltigen Zellen (*K*, Fig. 22 u. 30, Taf. 2). Sie liegen in der Hornschicht der ersten Epidermisgeneration, bald vereinzelt, bald in Gruppen von mehreren beieinander. Sie sind kuglig oder etwas parallel zur Fläche der Haut abgeplattet; auch dort, wo mehrere zusammenliegende sich berühren, flachen sie sich gegenseitig ab



(Fig. 30, Taf. 2). Gewöhnlich bedingen diese Zellen eine Vorwölbung der Epidermisoberfläche. Die zahlreichen im Zellplasma enthaltenen kugligen Körnchen färben sich ziemlich stark mit Eosin und sind gleichmäßig durch den Zellraum zerstreut. Der Kern liegt gewöhnlich in der Mitte der Zellen, ist kuglig, chromatinarm und enthält einen Nucleolus. Bei stärkerer Färbung mit Eisenhämatoxylin treten auch im intergranulären Plasma kleine, unregelmäßige dunkle Körnchen auf. In manchen Zellen sind die Körnchen durch Wirkung der Reagentien mehr oder minder gelöst. Es handelt sich meiner Auffassung nach um Keratohyalin bzw. eines seiner Umwandlungsprodukte.

### c) Epidermis des Erwachsenen.

Wir untersuchen zunächst die Epidermis einige Zeit vor der Häutung; unter der alten Epidermisgeneration ist schon die neue vorgebildet, so daß die Schichtung am reichsten entwickelt ist. Wieder beginnen wir mit der Schuppenoberseite.

Das Stratum Malpighii (*StrM*, Fig. 39 u. 40, Taf. 3) besteht aus einer basalen Cylinderzellenschicht und 1—2 Reihen abgeplatteter Zellen. Die Abgrenzung der einzelnen Elemente ist viel schwieriger festzustellen als in embryonaler Zeit. Aber an guten Präparaten erkennt man doch, daß sie durch Intercellulärräume getrennt sind (Fig. 40), die von Brücken durchsetzt werden. Besonders lehrreiche Bilder geben Flachschnitte (Fig. 41, Taf. 3): die polygonalen Querschnitte der Zellen sind begrenzt von den quergetroffenen, als dunkle Punkte erscheinenden Plasmafasern, die also auch hier wie beim Embryo die Peripherie der Zelle einhalten. Die ziemlich weiten Zellenlücken werden von fadenartigen Brücken durchsetzt.

Die Hornschicht (*H*, Fig. 39 u. 40, Taf. 3) der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration — genauer gesagt, die feste Hornschicht, denn die lockere entsteht erst später — zeigt die gleichen feineren Bauverhältnisse, wie wir sie beim Embryo kennen lernten. Es sei nur hervorgehoben, daß auch hier der Mantel der Hornzellen die netzartige Beschaffenheit aufweist. Auffällig ist, wie verschieden die Bilder erscheinen je nach der Färbung. Bei Tinktion mit Eisenhämatoxylin (Fig. 39, Taf. 3) gewinnt man den Eindruck, als ob der Hornmantel in seinem äußeren Teil homogen wäre, und nur in seiner inneren Partie zeigt er die erwähnten Strukturen. Färbt man dagegen mit Thionin-Eosin, so erscheint der Hornmantel der Zelle

außerordentlich dünn, fast nur wie Zellgrenzen. Bemerkenswert ist, daß wenigstens auf diesem Stadium die Zellen der Hornschicht noch durch Brücken verbunden sind (Fig. 40, Taf. 3), die als feine Punkte erscheinen. Eine Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Zellen, wie sie Fig. 39 vortäuschen könnte, besteht nicht; davon kann man sich überzeugen, wenn die Hornschicht auseinander geblättert ist.

Das Oberhäutchen der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration ( $O_1$ , Fig. 39 u. 40, Taf. 3) unterscheidet sich vom embryonalen durch das Fehlen der dunklen Zone im oberen Teil der Zellen und durch die etwas andere Form der seitlichen Zellwände: sie sind nicht mehr geradlinig senkrecht zur Fläche der Haut, sondern mehr oder minder bogig gekrümmt mit der Konvexität gegen die Schuppenwurzel gerichtet (besonders in Fig. 40 Taf. 3 deutlich). Dies ist der erste Beginn einer Abplattung dieser Zellen, die schließlich zu der dachziegelartigen Deckung der Zellschüppchen des fertigen Oberhäutchens führt. Die Zellwände des Oberhäutchens, sowohl die oberen und unteren wie die seitlichen, erscheinen fein punktiert (Fig. 40 Taf. 3), was auf das Vorhandensein von Zellbrücken hinweist. Besonders bemerkenswert ist das für die seitlichen Zellwände, da stellenweise bei *Anguis*, aber auch bei anderen Formen (*Voeltzkowia*, W. J. SCHMIDT, 1910) in der Flächenansicht des fertigen Oberhäutchens die Zellgrenzen als punktierte Linien erscheinen. Dort, wo die Querswände die Oberfläche der Zellen erreichen, habe ich manchmal besonders dicke, dunkle Punkte feststellen können, was an den Querschnitt der Schlußleisten einschichtiger Epithelien erinnert.

Nummehr folgt nach außen die alte Epidermisgeneration, zunächst ihre lockere Hornschicht ( $1H$ , Fig. 39 u. 40, Taf. 3). Sie besteht aus mehreren Lagen abgeplatteter, schwach verhornter Zellen mit flachen Kernen. Die unterste Lage ( $aHz$ , Fig. 39 u. 40) derselben ist dem Oberhäutchen darin ähnlich, daß die Zellen sich nicht zur Peripherie hin stark verdünnen und mit diesen verdünnten Teilen übereinander schieben, sondern daß sie mehr durch quere Seitenwände voneinander getrennt sind. Man könnte sie ihrer Lage nach den äußeren Häutungszellen der Geckoniden vergleichen, wie auch das Oberhäutchen der inneren Häutungszellen homolog ist. Im Gegensatz zu den Geckoniden findet aber hier (und bei allen Formen ohne Epithelfaserborsten) die Ablösung der alten Epidermisgeneration nicht in der Zellschicht der äußeren Häutungszellen statt,

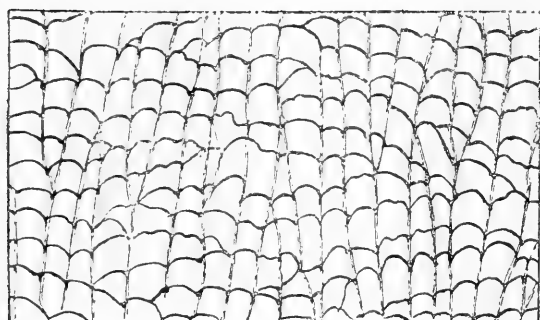
sondern auf der Grenze von äußeren Häutungszellen und Oberhäutchenzellen.

Die feste Hornschicht (*kH*, Fig. 39, Taf. 3) läßt keine Kern- und Zellgrenzen mehr unterscheiden; auf die in ihr vorkommenden körnigen Differenzierungen kommen wir nochmals zurück (s. S. 37).

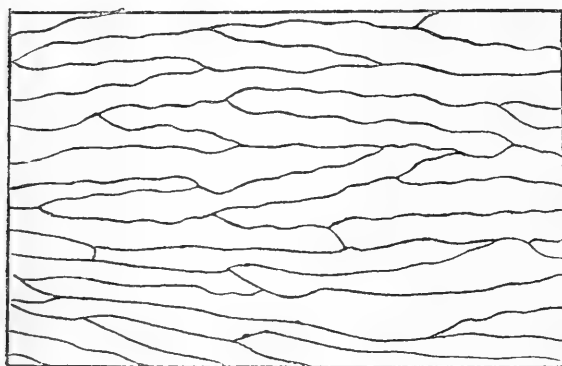
Die Oberhäutchen der alten Epidermisgeneration (*O*<sub>1</sub>, Fig. 39, Taf. 3) ist im Gegensatz zu dem in Bildung begriffenen sehr dünn. Seine Zellen stellen Schüppchen dar, die sich ein wenig decken; von Kernen ist nichts mehr vorhanden.

Untersucht man das fertige Oberhäutchen an der abgeworfenen, lufttrockenen Epidermis — es werden hier schon vorausgreifend alle Regionen der Schuppe abgehandelt —, so sieht man zunächst in der Mitte der Schuppenoberfläche die von LEYDIG und KERBERT (s. S. 18—19) beschriebene Zeichnung, sehr schmale, mit ihrem langen Durchmesser in die Querrichtung der Schuppe gestellte Zellen, deren Ränder nicht glatt, sondern nach dem freien Schuppenrand hin in zahlreiche Spitzen ausgezogen sind (Textfig. Ea). Diese Spitzen erscheinen durch Linien in der Längsrichtung der Schuppe untereinander verbunden, deren Gesamtheit bei schwächeren Vergrößerungen wie eine feine Schraffierung erscheint, welche die Zellgrenzen verdeckt. Wie KERBERT, so nehme auch ich an, daß die Längslinien durch lokale Erhebungen der Zellen (die Spitzen) hervorgerufen werden, die in regelmäßige Reihen angeordnet sind. Stellt man bei starken Objektiven genau auf die Zellgrenzen ein, so verschwinden die Längslinien oder reduzieren sich auf die hellen Spitzen, während sie bei höherer oder tieferer Einstellung sichtbar sind. An Schnitten erkennt man die Spitzen daran, daß die Schüppchen sich mehr als gewöhnlich decken. Die Längslinien sind in Textfig. Ea etwas schematisiert wiedergegeben. Nach der Schuppenwurzel zu und nach dem freien Schuppenrand hin verschwinden die Längslinien allmählich.

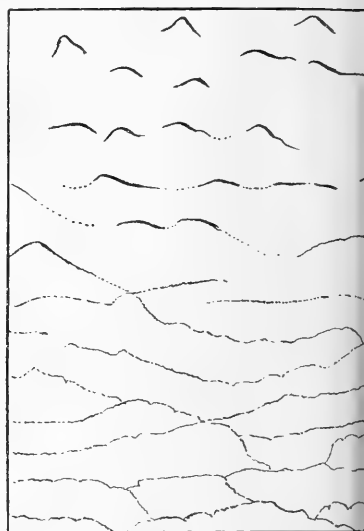
An der Schuppenwurzel (Textfig. Eb) vollzieht sich noch eine andere Veränderung an den Zellen des Oberhäutchens. Die zackigen Vorsprünge der Zellränder gleichen sich allmählich aus, der Zelldurchmesser in der Querrichtung der Schuppe nimmt ab, und der Umriß der Zellen nähert sich mehr polygonaler Form. Gleichzeitig erscheinen die Zellgrenzen nicht mehr als geschlossene Linien, sondern sie zerfallen in Punktreihen (Textfig. Eb unterer Teil), die als Ausdruck der Interellularstruktur betrachtet werden müssen.



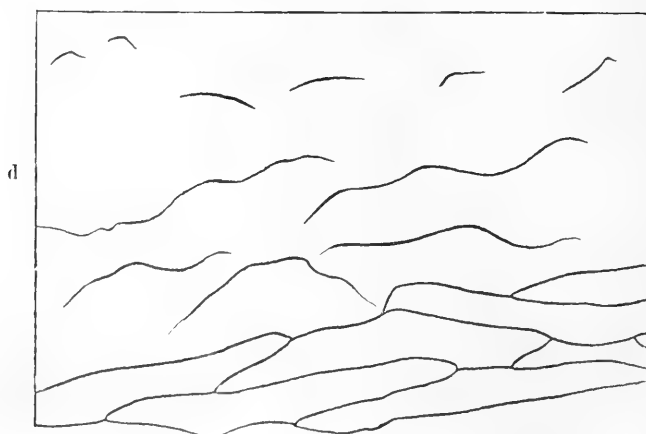
a



c



b



d

Fig. E. *Anguis*, Oberhäutchen, a von der Mitte der Schuppenoberseite, b von der Schuppenwurzel, c von der Unterseite der Schuppen nahe dem freien Rand, d das gleiche, aber nahe dem Schuppenwinkel. 600:1.

Noch weiter in den Schuppenwinkel hinein, dort, wo das Epithel im Schnitt gefältelten Rand zeigt (s. Fig. 42, Taf. 3) und die Stauung der Zellen (s. S. 27) stattfindet, beginnen allmählich die Zellgrenzen des Oberhäutchens undeutlich zu werden. (In dieser Gegend schwindet auch auf dem Schnitt bei der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration das Oberhäutchen.) Sie sind vielfach unterbrochen, und nur einzelne vorgewölbte Partien treten mit erhöhter Schärfe im Bilde hervor; sie erscheinen in der Flächenansicht meist als Spitzen, die zur Schuppenbasis hinweisen (Textfig. Eb, oberer Teil).

Auf der Unterseite der Schuppen treten, wenn man vom freien Rand ausgeht, zunächst langgestreckte Zellen, ähnlich denen von der Mitte der Oberseite, auf; ihr Kontur ist aber nicht in Spitzen ausgezogen, sondern nur leicht gewellt (Textfig. Ec). Nach dem Schuppenwinkel hin werden wie auf der Oberseite die Zellumrisse allmählich unvollständig sichtbar, und nur vereinzelte vorgewölbte Stellen bleiben übrig (Textfig. Ed).

Kehren wir nach dieser Auseinandersetzung über das Verhalten des Oberhäutchens wieder zurück zur Betrachtung der Epidermis an den übrigen Stellen.

Nach dem freien Schuppenrand hin lassen sich in der Epidermis die gleichen Verhältnisse feststellen, die ich früher von *Voeltzkowia* (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 671) beschrieben habe und die für alle stark abgeplatteten Schuppen zutreffen dürften. Von den verschiedenen Lagen der Epidermis (*Ep*, Textfig. F) springen die unteren



Fig. F. *Anguis* von 9,5 cm. Schnitt durch den hinteren Teil des freien Schuppenrandes. 300:1.

*Ep* Epithel der Schuppenoberseite. *B* Bindegewebe. *Ep1* Epithel der Schuppenunterseite.

gegen die oberen immer ein Stück weit zurück, so daß der äußerste Schuppenrand nur aus fester Hornschicht (überkleidet vom Oberhäutchen) besteht. Die beiden der Ober- und Unterseite der Schuppen angehörigen Lamellen dieser Schicht sind zu einem einzigen Stück verklebt. Im Gegensatz zu dem beschriebenen embryonalen Stadium

verdünnt sich die Schuppe zum freien Rand hin sehr stark und endigt als feine, etwas nach unten gebogene Lamelle.

Nach der Schuppenbasis hin nehmen die einzelnen Schichten der Epidermis allmählich an Stärke ab, das Oberhäutchen der in Bildung begriffenen Generation wird undeutlich und läßt sich schließlich nicht mehr von seiner Umgebung unterscheiden, wie überhaupt die typische Ausbildung und Abgrenzung der Schichten sich verwischt.

In ähnlicher Weise gilt für die Unterseite der Schuppe die geringere Mächtigkeit der einzelnen Lagen. Das Oberhäutchen läßt sich bei der in Bildung begriffenen Generation überhaupt nicht von den darüber und darunter gelegenen Zellenlagen unterscheiden, doch zeigt sich die Oberfläche der Epidermis nahe dem freien Rand der Schuppe und vor allem in dem nur aus der festen Hornschicht bestehenden Anteil im Profil ebenso, ja noch ausgeprägter, gezackt als auf der Schuppenoberseite. Es ist die Region, welche in Flächenansicht das in Textfig. Ec dargestellte Bild aufweist. Auch für diesen Punkt kann ich auf *Voeltzkowia* (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 673) zum Vergleich hinweisen. Die Epidermis der Schuppenunterseite zeigt einige Falten, durch deren Ausgleichen die Fläche des Epithels vergrößert wird, in dem Maße, wie es bei dem Gleiten der Schuppen übereinander nötig ist (s. Textfig. L, S. 45).

Einer besonderen Besprechung bedarf der Schuppenwinkel, die Übergangsstelle des Epithels der deckenden Schuppe in dasjenige der gedeckten. Wir sehen beim Embryo (s. S. 28), daß in dieser Gegend auf der Unterseite der Schuppe die Körnchenzellen vorkommen (Fig. 22, Taf. 2); sie finden sich auch beim Erwachsenen. Es besteht aber insofern ein Unterschied, als beim Erwachsenen das Epithel im Schuppenwinkel sich nicht, sehr stark verdünnt, in scharfem Winkel umschlägt, sondern gerade hier am stärksten verdickt ist, indem die Umschlagstelle sich in Art eines soliden Epithelsäckchens fortsetzt, in dem die Körnchenzellen liegen. Mehr als Worte wird den Unterschied ein Vergleich der Fig. 22, Taf. 2 mit Fig. 42, Taf. 3 dartun. Weil auf der Unterseite der Schuppe und an der Schuppenbasis die Differenzierung der einzelnen Epithelschichten wenig scharf ist, hält es schwer, im einzelnen die Verhältnisse im Schuppenwinkel richtig zu deuten.

Das Epithelsäckchen, welches nach außen vom Stratum Malpighii (*StrM*, Fig. 42, Taf. 3) begrenzt ist, läßt zwei durch einen dorsalen Einschnitt voneinander abgesetzte Teile unterscheiden, von denen

der im Winkel zu äußerst gelegene durch die Körnchenzellen (*K*), der andere durch bläschenförmige Zellen (*B*) charakterisiert ist. Die körnchenhaltigen Zellen (*K*) werden nach einem Vergleich mit embryonalen Stadien und anderen Formen (*Voeltzkowia*, s. W. J. SCHMIDT, 1910) von der Unterseite der deckenden Schuppe und zwar von der Epithelstrecke a—b geliefert. Diese läßt außer dem Stratum Malpighii eine ganz dünne Lage abgeplatteter Elemente erkennen. Dann folgen unmittelbar die in zwei- bis dreifacher Schicht gelagerten Körnchenzellen, große rundliche oder polygonale, dicht aneinander gedrängte Zellen mit zentralem kugligem Kern und körnchenhaltigem Plasma. Der andere Teil des Epithelsäckchens ist von sehr großen, dünnwandigen, schwach verhornten Zellen angefüllt. Sie erscheinen meist leer, und ihr Kern liegt, wenn vorhanden, seitlich dem Hornmantel an. Diese Zellen schieben sich auch keilförmig zwischen die Hornschicht der gedeckten Schuppe und die Körnchenzellen hinein. Wie man aus der Fig. 42, Taf. 3 ersieht, erreichen die Körnchenzellen nicht die Oberfläche der Epidermis, sondern sind durch die lockeren, bläschenförmigen Zellen von der Hornschicht (*H*) der alten Epidermisgeneration geschieden. Man geht wohl nicht fehl, wenn man in den bläschenförmigen Zellen (*B*) einen weiter fortgeschrittenen Zustand der Körnchenzellen erblickt und beide Zellarten der lockeren Hornschicht einrechnet. Bei der Häutung werden die Zellen *B* und *K* mit der sie überdeckenden festen Hornschicht (*H*) entfernt. Bei der Entwicklung der neuen Epidermisgeneration wird zunächst die feste Hornschicht, dann die lockere mit ihren beiderlei Komponenten *B* und *K* wieder gebildet.

Die Hornschicht der alten Epidermisgeneration (*H*, Fig. 42, Taf. 3) bildet in mannigfachen Falten die innere Oberfläche des Schuppenwinkels. Immer fand ich auf diesem Stadium in ihre Vertiefungen eingepreßt oder als krustenartigen Überzug eine Ansammlung von stark lichtbrechenden, weißlich-gelben, sich nicht färbenden Massen (*X*). Ich werde später noch einmal auf sie zurückkommen (s. S. 37).

Außer Stadien vor der Häutung fanden sich in meinem Material solche einige Zeit nach der Häutung, im Anfang einer neuen Wachstumsperiode. Besonders erwähnenswert ist ein Stadium, in welchem eben das Oberhäutchen einer neuen Epidermisgeneration gebildet wird (Fig. 47, Taf. 4). Das nur aus einer Zellenlage bestehende Stratum Malpighii hat im Beginn der neuen Wachstumsperiode zuerst Hornzellen gebildet, die sich der zunächst nur aus



der festen Hornschicht bestehenden alten Generation (*kH*) als lockere Hornschicht (*lH*) anschließen. Dann folgte das Oberhäutchen, das unmittelbar über dem Stratum Malpighii liegt, als erster Anfang einer neuen Epidermisgeneration, charakterisiert durch die Form seiner Zellen. Auf diesem frühen Stadium seiner Bildung sind in den Zellen Plasmafasern sichtbar, die im wesentlichen senkrecht zur Fläche der Epidermis gerichtet sind.

Die von den Autoren (s. S. 18 u. f.) erwähnten Körnchen der Epidermiszellen habe ich — abgesehen vom Schuppenwinkel — nur in zwei Fällen, nämlich bei einer 8 und einer 9,5 cm langen Blindschleiche, angetroffen. Sie treten nach MAURER (vgl. S. 20) in allen Zellen auf — ausgenommen das Oberhäutchen —, bilden sich aber mit fortschreitender Verhornung wieder zurück. Ich halte diese Körnchen für Keratohyalin bzw. eines seiner Umwandlungsprodukte Eleidin und Pareleidin.

Im ersten Falle (Fig. 43 u. 44, Taf. 3) handelt es sich um ein Tier, das vor kurzer Zeit eine Häutung durchgemacht hatte. Unter der kompakten Hornschicht folgt stellenweise (Fig. 43) schon die lockere Hornschicht (*lH*), die den Beginn einer neuen Wachstumsperiode andeutet, darunter das Stratum Malpighii (*StrM*), dessen Zellen schwer voneinander abzugrenzen waren. Im oberen Teil des Stratum Malpighii (Fig. 44), bzw. an der Grenze von Stratum Malpighii und lockerer Hornschicht (Fig. 43) finden sich große, deutlich begrenzte, rundliche oder polygonale Zellen (*K*), deren Plasma ein sehr regelmäßiges, großwabiges Netz zeigt. Offenbar handelt es sich hier um Körnchenzellen, deren Granula ehemals die Maschen des Netzes einnahmen und gelöst sind. Diese Körnchenzellen wandeln sich allmählich in die Zellen der lockeren Hornschicht um (*lH*, Fig. 43, Taf. 3), indem sie sich abplatteten und ihr Inhalt ein anderes färberisches Verhalten zeigt. Es treten nämlich stellenweise schon in den Körnchenzellen von Eisenhämatoxylin sehr dunkel gefärbte, körnige Massen von unregelmäßiger Form, Eleidin, auf, die in gleicher Weise die abgeplatteten Hornzellen erfüllen. Auch die feste Hornschicht (*kH*, Fig. 43, Taf. 3) zeigt diese schwärzlichen Granulationen (Pareleidin?) in ihrer ganzen Dicke; dem Oberhäutchen dagegen fehlen sie.

Im zweiten Falle befand sich die Epidermis auf dem Stadium vor der Häutung, das S. 29 f. ausführlich geschildert wurde (Textfig. Ga u. b). Auch hier zeigten sich die Körnchen in der lockeren Hornschicht und der festen Hornschicht der alten Epidermis-

generation, die in Bildung begriffene Epidermisgeneration (in den Abbildungen ist nur noch das Oberhäutchen  $O_1$  derselben wiedergegeben) war frei davon. Die Körnchen treten in 3 Schichten auf, deren Verbreitungsgebiet etwas verschieden ist. Erstens finden sich im unteren Teil der lockeren Hornschicht ( $lH$ ), aber nur im Bereich der Schuppenbasis (Textfig. Ga), stark färbare kleinere und größere Körnchen oder Brocken von mehr unregelmäßiger Form aus Keratohyalin ( $K$ ), welche die Zellgrenzen verdecken und zwischen denen

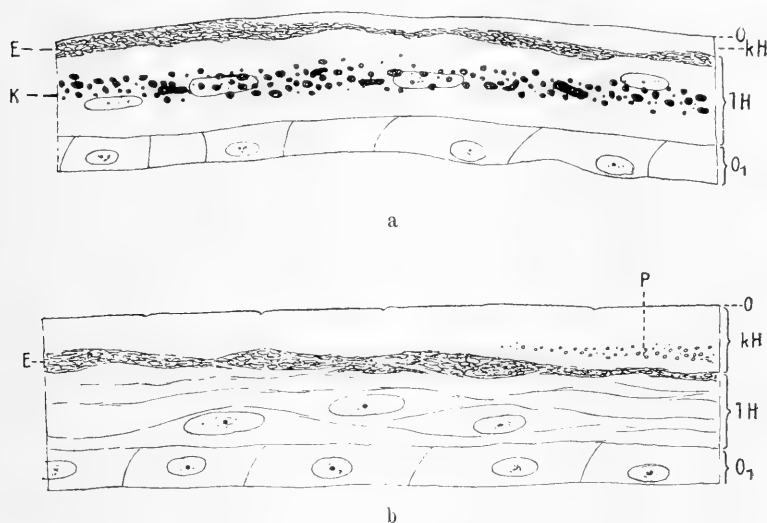


Fig. G. *Anguis* von 9,5 cm. Alte Epidermisgeneration und Oberhäutchen der neuen; a von der Schuppenwurzel, b von der Schuppenmitte. 1360:1.

$O$  Oberhäutchen.  $kH$  feste Hornschicht.  $lH$  lockere Hornschicht.  $O_1$  Oberhäutchen der neuen Epidermisgeneration.  $K$  Zone des Keratohyalins,  $E$  des Eleidins.  $P$  Pareleidin (?).

die chromatinarmen Kerne durchschimmern. Zweitens beobachtete ich im oberen Teil der lockeren Hornschicht ( $lH$ , Textfig. Ga u. b) eine nicht färbare, stark lichtbrechende, körnige Masse, Eleidin ( $E$ ), das dicht gedrängt die Zellen ganz ausfüllte. Geht man dieser Schicht weiter nach auf den Schuppenwinkel hin (Textfig. Ga von rechts nach links), so sieht man sie sich immer der Oberfläche der Epidermis nähern, da die kompakte Hornschicht ( $kH$ ) an Stärke ständig abnimmt, und schließlich tritt sie an die Oberfläche selbst und stellt — wie mir scheint — auch jene eigentümlichen Massen im Schuppen-

winkel dar, deren wir oben gedacht haben. Diese Eleidinschicht läßt sich auf Ober- und Unterseite der Schuppen verfolgen. Drittens treten in der kompakten Hornschicht (*kH*, Textfig. Gb), aber nur in ihrem unteren Teil und auch nur auf dem mittleren Teil der Schuppenoberseite, kleine, rundliche, stark mit DELA FIELD's Hämatoxylin gefärbte Körnchen auf, die ziemlich dicht beieinander liegen und wohl als Pareleidin zu betrachten sind.

Auch in betreff des Verhaltens der körnchenhaltigen Zellen möchte ich *Voeltzkowia* (W. J. SCHMIDT, 1910) zum Vergleich heranziehen und auf die große Übereinstimmung in diesem Punkte hinweisen.

Pigment kommt manchmal in den Zellen der Epidermis vor, und zwar macht es sich bemerkbar als feine horizontale, den Zellen entsprechende Streifen in der festen Hornschicht; es stammt wohl von den epidermoidalen Melanophoren her.

#### 4. Cutis.

##### a) Allgemeines.

Die Cutis der Blindschleiche (Textfig. H) läßt wie diejenige anderer Reptilien Subepidermis (*Sep*), straffes Corium (*strK*) und Subcutis (*Sk*) unterscheiden. Durch die Gegenwart der Hautknochen aber wird die Ausdehnung der nicht verknöcherten Schichten vor allem bei älteren Exemplaren beschränkt und verwischt, und gute Übersichtsbilder lassen sich daher fast nur von jüngeren Tieren erhalten; auch ältere Embryonen, welche die Knochen-schuppen allerdings noch nicht besitzen, eignen sich hierfür vorzüglich (Fig. 22, Taf. 2).

Die auf die Epidermis folgende Subepidermis (*Sep*, Textfig. H) stellt eine sehr dünne Lage dar, welche aus zarten Bindegewebsfasern besteht, die meist schräg nach dem freien Schuppenrand hin geneigt zur Epidermis aufsteigen und die Verbindung von Epidermis und Cutis bewerkstelligen. KRAUSS (1906) fand bei einer 4 Monate alten Blindschleiche (Haut der Kopfgegend), daß die untersten Zellen des Rete Malpighii durch protoplasmatische Brücken mit der Cutis in einer Verbindung stehen, die teils mehr homogenen, teils mehr faserigen Charakter trägt und viele eingestreute Bindegewebskerne aufweist. Auch ich kann bestätigen, daß in der Kopfhaut (Lippen, s. Textfig. S) die basalen Zellen des Stratum Malpighii nicht gerad-

linig nach unten abschließen, sondern vielfach ausgezackt sind, so daß ein sehr inniger Zusammenhang, eine Verzahnung, von basalen Zellen der Epidermis und den Fasern der Subepidermis stattfindet. Ich glaube aber nicht, daß hier ein protoplasmatisches Übergangsgebiet zwischen Epidermis und Cutis vorliegt, sondern daß es sich um Bindegewebe handelt. Dafür spricht auch, daß am übrigen Körper eine geradlinige untere Begrenzung der Epidermis besteht

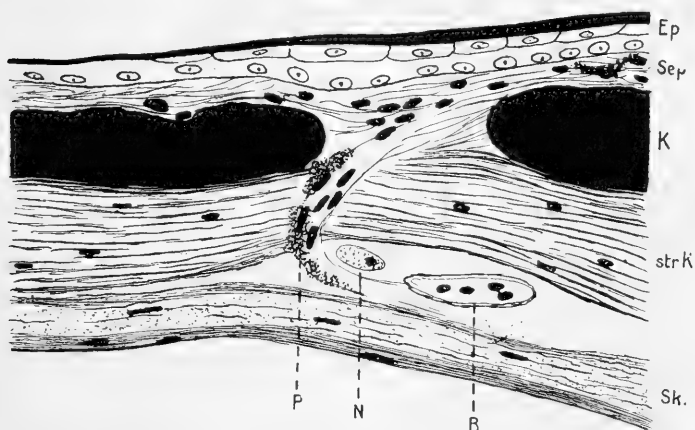


Fig. H. *Anguis* von 14,5 cm. Schnitt durch die Haut (Nacken). Im Knochen ist ein Markkanal getroffen, durch den Blutgefäße und Pigment in die Subepidermis gelangen. 600:1.

*Ep* Epidermis. *Sep* Subepidermis. *K* Knochenschuppe. *strK* straffes Corium. *Sk* Subcutis. *B* Blutgefäß. *N* Nervenquerschnitt. *P* Melanophoren.

und Epidermis und Subepidermis durch eine dünne kollagene Grenzlamelle geschieden sind. Auf die Befunde in embryonaler Zeit und auf KRAUSS's Darstellung derselben komme ich später nochmals zurück (s. S. 74).

Die Subepidermis enthält zahlreiche Guanophoren, Melanophoren und Allophoren (s. Farbenkleid S. 6), ferner findet in ihr die Verzweigung der Blutgefäße zum Endcapillarnetz statt.

Das straffe Corium (*strK*, Textfig. H u. Fig. 22, Taf. 2) besteht aus einer Anzahl von Bindegewebslagen, deren Faserrichtung in bekannter Weise von Schicht zu Schicht gekreuzt ist. Es steigt unter jeder Schuppenerhebung in die Höhe und entsendet in den Schuppenkörper hinein einen Bindegewebsstrang (räumlich eine Platte!), in dem die Knochenschuppe liegt. In dem Binde-

gewebsstrang ist die regelmäßige Schichtung verwischt. Der zwischen dem Bindegewebsstrang und dem zur nächsten Schuppe weiterlaufenden straffen Corium befindliche, im Schnitt etwa dreieckige Raum ist von lockerem Bindegewebe erfüllt (Textfig. O S. 56). Aufsteigende Fasern sind im straffen Corium der Blindschleiche nicht sehr häufig; auch an elastischen Elementen ist es arm.

Auf das straffe Corium folgt die aus lockerem Bindegewebe bestehende Subcutis (*Sk*, Textfig. H u. Fig. 22, Taf. 2), die gegen die Unterlage mit einer dichteren Zone abschließt (Textfig. H). Wie schon bei den Geckoniden konnte ich auch hier außer kollagenen, mit Säurefuchsin sich rot färbenden Fasern eine zwischen den Fibrillen gelegene, mehr körnige Masse feststellen, die sich intensiv gelb mit Pikrinsäure färbt. Hebt sich die Haut von der Unterlage ab, so lockern sich die Bestandteile der Subcutis, und ihre Dicke wird beträchtlicher, als es bei ungestörten Verhältnissen der Fall ist. Auch in Fig. H ist aus dem angegebenen Grunde die Dicke der Subcutis etwas zu groß. Nicht überall ist die Subcutis so gut ausgebildet wie in der Nackengegend.

Zwischen Subcutis und straffen Corium liegen die Nervenstämme (*N*) und Blutgefäße (*B*, Textfig. H), welche die Haut versorgen. Sie durchbrechen das straffe Corium, begleitet von Pigment und aufsteigenden Bindegewebsfasern, und treten durch die Markkanäle der Knochenschuppen in die subepidermoidale Schicht ein (vgl. Textfig. H).

## b) Hautknochen.

### Form und Struktur der Hautknochen.

Die besten und eingehendsten Beschreibungen der Knochenschuppen von *Anguis* hat LEYDIG geliefert, der sich mehrfach mit diesem Gegenstand beschäftigt hat. Schon 1857 (p. 90) stellte er fest, daß die Lederhaut von *Anguis* im Bereich des ganzen Körpers Hautknochen entwickelt, die an der Basis von etlichen Kanälen durchbohrt sind, welche auf der Oberfläche divergierend verlaufen und zu Furchen werden. Die Kanäle (1868, p. 71; fig. 34 u. 35, tab. 5) halten im allgemeinen eine strahlige Richtung ein, zeigen aber nach Zahl und Anordnung mancherlei Abstufungen und verdienen eher den Namen von Rinnen, die bloß stellenweise über-

brückt sind. Man unterscheidet an der mit Kalilauge isolierten Knochenschuppe einen abgegrenzten Saum oder die „Wurzel“, mit welcher die Schuppe fest saß, und die frei vorragende (durch die pigmentierte Bindegewebshülle) schwarz gesprenkelte Partie. Durch die Lupe ist schon erkennbar, daß der freie Rand gern wellig zackige Umrisse hat. Bei gehöriger Vergrößerung sah LEYDIG in den Schuppen echte strahlige Knochenkörperchen, welche im ganzen dem Umriss der Schuppe parallel ziehen und deren Ausläufer in Form einer feinen aber scharfen Punktierung sich auf der Oberseite der Knochenschuppe öffneten. E. BLANCHARD (1861, p. 378) hielt die Rinnen und Kanäle der Knochentäfelchen für luftführende Schuppenräume, was LEYDIG (1868) widerlegt. 1872 (fig. 97 d u. c) gibt LEYDIG einen Schnitt durch die Haut von *Anguis* bei schwacher Vergrößerung, ferner das Bild einer herausmacerierten Knochenschuppe.

Nach BATELLI (1880, p. 352) haben die Hautknochen denselben Bau wie normale Knochen anderer Tiere, speziell die Skeletknochen von *Anguis*.

KERBERT (1877, p. 226) findet bei *Anguis* in der Mitte der Unterseite des Knochentäfelchens nur ein Ernährungsloch, von dem ein Kanal senkrecht in die Höhe steigt und sich an der oberen Seite in die Rinnen verzweigt.

Die letzten Bearbeiter OTTO (1908, p. 206 u. 242) und STEHLI (1910, p. 748) bringen nichts Neues über Form und Struktur der Hautknochen. OTTO gibt eine Abbildung der Knochenschuppe. —

Die isolierten Knochenschuppen der Blindschleiche sind dünne, weißliche Plättchen, deren Größe und Umriss den sie überdeckenden Hornschuppen entspricht und demnach je nach der Körperstelle wechselt (s. Textfig. Ja—e). Die Plättchen der beiden mittleren Längsreihen von Rücken und Bauch sind annähernd symmetrisch geformt, während die übrigen Schuppen asymmetrisch ausgebildet sind, was mit der seitlichen Schuppendeckung zusammenhängt. Diese Symmetrieverhältnisse prägen sich deutlich in dem Verhalten der Gleitfläche aus, die als glatter, etwas erhaben abgesetzter Rand an der Schuppenwurzel verläuft und etwa  $\frac{1}{4}$  der craniocaudalen Länge der Schuppe ausmacht (Fig. 51, Taf. 5). Bei den Schuppen der erwähnten mittleren Reihen (Textfig. Ja, b, d, e) reicht die Gleitfläche an beiden Seiten gleich weit hinab und endet beiderseits gleichmäßig verschmälert oder verbreitert; bei den asymmetrischen Schuppen dagegen verschmälert sich die Gleitfläche nach der einen

Seite hin, und zwar bei den Knochenplättchen der linken Körperseite nach links hin (s. Textfig. Jc), bei denen der rechten Körperseite nach rechts. An der Seite mit verschmälelter Gleitfläche werden die Schuppen von den Nachbarschuppen überdeckt. Die symmetrischen Schuppen der Rücken- und Bauchmitte vermitteln den Übergang zwischen den Linkser- und Rechtser- und Bauchmitte. Nach diesen Merkmalen kann man feststellen, von welcher Körperstelle eine einzelne isolierte Knochenschuppe stammt.

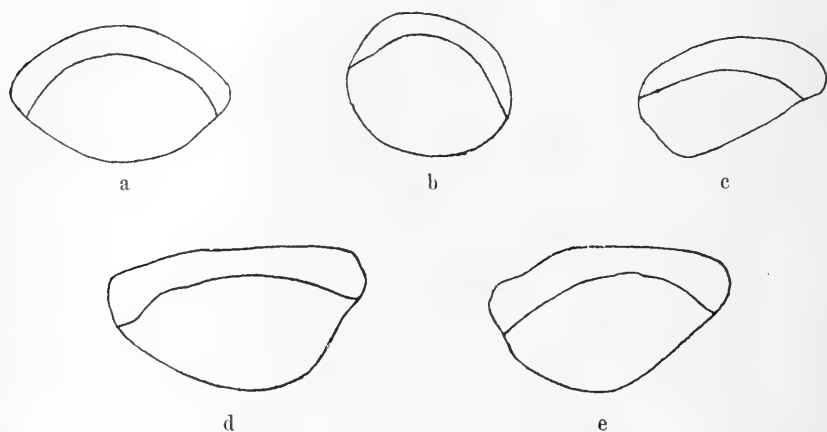


Fig. J. *Anguis*. Verschiedene Formen der Knochenschuppen, a u. b von der Mitte des Rückens, c von der linken Seite des Körpers, d u. e von der Mitte des Bauches. Die Ausdehnung der Gleitfläche ist durch eine Linie angegeben. 10:1.

Die Knochenschuppen sind in der Querrichtung des Körpers leicht gewölbt und nach den Rändern allseits zugeschärft. Ihre Unterseite ist ziemlich glatt und zeigt etwa in der Mitte nicht nur 1 (KERBERT), sondern 2—5, gewöhnlich 3—4 feine Öffnungen, den Beginn der Markkanäle. Oft liegen diese Öffnungen in gerader, transversal verlaufender Linie. Die Markkanäle steigen in der Schuppe senkrecht empor. Ihre Mündungen auf der Schuppenoberseite sind aber meist nicht alle sichtbar, weil sie durch eine bei älteren Tieren eintretende Überbrückung der von ihnen ausgehenden Rinnen verdeckt werden. Diese Rinnen strahlen von den Öffnungen nach dem Hinterrand radiär aus und münden in den welligen Ausschnitten des Hinterrandes, die wie die Rinnen durch das Einschneiden der Blutgefäße in den Knochen hervorgerufen werden (Fig. 51 u. 61, Taf. 5).

Die Rinnen schließen hügelige Erhebungen zwischen sich ein, die zum Teil mit dem die Öffnungen überbrückenden Knochen zusammenhängen. Auch nach der Schuppenwurzel hin gehen von den Markkanälen Gefäße aus, die den Knochen in ähnlicher Weise korrodieren, nur sind die zwischen den Vertiefungen stehenbleibenden Erhöhungen mehr rundlich und weniger untereinander verbunden. Die Gleitfläche ist frei von Gefäßdurchbohrungen, wie denn auch Markräume den Knochenschuppen von *Anguis* vollkommen fehlen, was mit ihrer geringen Dicke zusammenhängt. Diese Schilderung bezieht sich vornehmlich auf die Rückenschuppen; die Bauchschuppen stimmen aber in allen wesentlichen Punkten mit jenen überein und unterscheiden sich, abgesehen von Form und Größe, manchmal durch geringere Dicke, flachere Rinnen und — entsprechend der größeren Breite — durch zahlreichere Durchbohrungen.

An trockenen, gut macerierten Schuppen, die man in dickeren Balsam einschließt, treten die Knochenzellen durch Lufteinfüllung schön hervor (Fig. 52, Taf. 5) als die bekannten, reich verästelten, miteinander anastomosierenden Knochenkörperchen. Querschliffe durch die Knochenschuppen, die bei deren geringer Dicke sehr schwer herzustellen sind, ergeben aus einem Vergleich mit der Flächenansicht, daß die Körper der Knochenzellen parallel zur Schuppenfläche stark abgeflacht sind (Fig. 53, Taf. 5). Diese Schliffe zeigen vornehmlich die von den platten Seiten der Knochenkörperchen abgehenden Ausläufer; sie sind untereinander parallel und senkrecht zur Fläche der Schuppe gerichtet (Fig. 53, Taf. 5). Im Flächenbild dagegen machen sich überwiegend die von den Kanten der Knochenzellen austretenden Fortsätze bemerkbar, die sich ohne bestimmte Richtung allseits in der Ebene der Schuppe ausbreiten (Fig. 52, Taf. 5).

Im mittleren Teil der Schuppe liegen die Knochenzellen regellos in den seitlichen Teilen dagegen gehen sie dem Umriß parallel (s. oben LEYDIG u. S. 58). Diese Anordnung wird bedingt durch das appositionelle Wachstum des Knochens, das auch in einer Schichtung des Knochens auf dickeren Schnitten (Schliffe waren weniger geeignet) zutage tritt. Wie auch bei anderen Formen (Gerrhosauriden, W. J. SCHMIDT, 1912b) lassen sich 3 verschiedene Schichten unterscheiden, eine untere sehr fein gestreifte, eine mittlere, die durch die regellose Lagerung der Knochenkörperchen charakterisiert ist, und eine obere mit gröberer welliger Streifung,



die den Erhöhungen und Vertiefungen der Schuppenoberseite folgt (Textfig. K). Am Rande der Knochenschuppe gehen obere und untere Lage ineinander über, wie vor allem deutlich an der Schuppenwurzel zu sehen ist. Diese Verhältnisse sind bei der geringen Mächtigkeit der Blindschleichenschuppe nur mühsam aber doch sicher festzustellen; bei den größeren Schuppen von *Ophisaurus* (s. S. 83) treten sie viel bestimmter hervor und werden dort genauer besprochen. Hier sei nur auf die prinzipielle Übereinstimmung in der Schichtung bei beiden Formen hingewiesen.

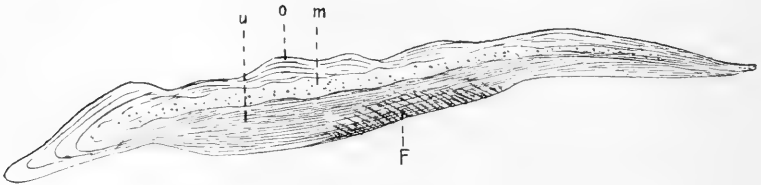


Fig. K. *Anguis*. Schnitt durch eine Knochenschuppe. 85:1.

o obere, m mittlere, u untere Schicht. F in den Knochen eindringende Fasern, welche die Verbindung der Schuppen bewerkstelligen.

Außer den Knochenzellen und ihren Ausläufern machen sich an Totalpräparaten macerierter Knochenschuppen noch andere kanälchenartige, luftgefüllte Hohlräume bemerkbar. Vor allem am Hinterrand gut sichtbar (Fig. 54, Taf. 5), treten zahlreiche, dicht beieinander liegende, zum Rand ausstrahlende dunkle Linien auf. Sie verlaufen nicht ganz gerade, sondern leicht gewellt und haben nicht glatten, sondern etwas rauhen Kontur, sind auch stellenweise unterbrochen. Diese Hohlräume werden hervorgerufen durch Bindegewebsfasern, die in den Knochen eindringen, deren Masse durch die Maceration zerstört wurde. Bei stärkeren Vergrößerungen läßt sich beobachten, daß es sich um Bündel feiner Fibrillen handelt (Fig. 55, Taf. 5). Während diese Bindegewebsfasern den Hautknochen parallel zu seiner Fläche durchsetzen, lassen sich an Schnitten (F, Textfig. K) andere feststellen, die an der Unterseite der Knochenschuppe in ihrem mittleren Teil eintreten, und gegen die Schuppenwurzel geneigt, fast bis zur mittleren Schicht zu verfolgen sind. Wir werden bei der Beziehung der Knochen zum umgebenden Bindegewebe (s. S. 61) nochmals dieser Fasern gedenken. Auch diese in den Knochen eindringenden Bindegewebsfasern kehren bei *Ophisaurus* in wesentlich gleicher Weise wieder (s. S. 87).

## Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen.

Die Beziehung von Horn- und Knochenschuppe ist am Rumpf von *Anguis* einfach und eindeutig. Wie schon OTTO (1908, p. 206) betont hat, entspricht immer eine Hornschuppe einer Knochenschuppe. Dabei decken sich die Umrisse von Horn- und Knochenschuppe allerdings nicht vollkommen, weil einerseits die Knochenschuppe nicht in den äußersten nur aus Epithel bestehenden Rand der Schuppe eindringt, ja sogar noch ein beträchtliches Stück hinter ihm zurückbleibt, andererseits die Wurzel der Knochenschuppe ohne epithelialen Überzug unter der deckenden Schuppe liegt (Textfig. L).

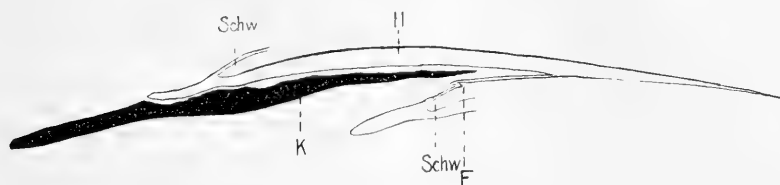


Fig. L. *Anguis*. Beziehung zwischen Horn- und Knochenschuppe. 58:1.

*H* Hornschuppe. *K* Knochenschuppe. *Schw* Schuppenwinkel. *F* Falten des Epithels auf der Unterseite der Schuppe.

So erscheinen Horn- und Knochenschuppe bei Flächenansicht etwas gegeneinander in der Längsrichtung des Körpers verschoben. Abgesehen von der Schuppenwurzel sind Horn- und Knochenschuppe nur durch die dünne subepidermoidale Schicht getrennt, die sich nach dem Schuppenwinkel hin verschmälert, so daß Epithel und Knochen in ihrem Verlauf sich einander anpassen.

Etwas verwickelter gestalten sich die Verhältnisse am Kopf. Auf der Oberseite des Kopfes verschmelzen die Hautknochen mit den Schädelknochen und bilden eine „Crusta calcarea“. LEYDIG (1872, p. 47) hat diese Erscheinung zuerst (speziell bei *Lacerta*) genauer untersucht. Er macht mit Recht darauf aufmerksam, daß die Oberfläche der Hautknochen eine Reliefbildung, eine Struktur von körnig-schrundigem Wesen besitze, die festgewordenen Bahnen für die Blutgefäße. Es ist die gleiche Struktur, welche die Knochenschuppen vom Rumpf (abgesehen von ihrer Gleitfläche) aufweisen und die auch dort die gleiche Ursache hat. Da bei der geringen Deckung und Unbeweglichkeit der Kopfschuppen eine Gleitfläche nicht zur Ausbildung kommen kann, zeigt am

Schädel die ganze Knochenschuppe die erwähnte Skulpturierung. Wenn aber LEYDIG weiterhin sagt, durch die größeren Gefäßverzweigungen in der Knochenkruste würden die Abgrenzungen der einzelnen Kopfschilder bedingt und durch das Unterbleiben einer

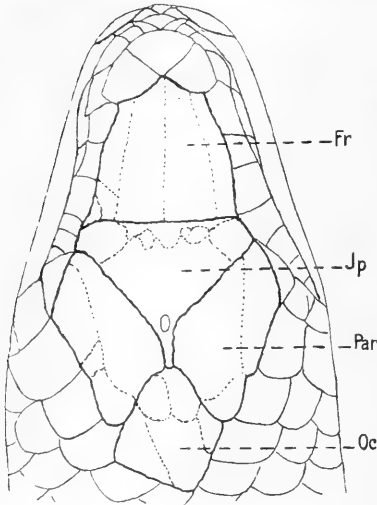


Fig. M. *Anguis*.

Ansicht der Dorsalseite des Kopfes. Mit punktierten Linien wurden die Furchen und Nahtlinien eingetragen, die nach Entfernung der Hornschuppen in der Knochenkruste sichtbar werden. 5:1.

*Fr* Frontal-, *Jp* Interparietal-, *Par* Parietal-, *Oc* Occipitalschild.

Gefäßfurche oder das Auftreten einer neuen die Variation der Kopfschilder hervorgerufen, so dürfte diese Auffassung wohl nicht zutreffend sein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Kopfschilder (besser Kopfschuppen, da sich die Hornkomponenten

decken!) den Schuppen des Rumpfes entsprechen; ebensowenig wie am Rumpf können am Kopf Blutgefäße für die Abgrenzung der Hautelemente verantwortlich gemacht werden.

Prüft man die Beziehungen der großen Hornschuppen auf der Oberseite des Kopfes der Blindschleiche [der Occipital- (*Oc*), Parietal- (*Par*), Interparietal- (*Jp*) und Frontalschuppen (*Fr*), in Textfig. M durch stärkere Umrahmung hervorgehoben] zur Knochenkruste, so ergibt sich, daß in der Crusta calcarea Furchen bestehen, die den Grenzen der Hornschuppen entsprechen. Ferner aber machen sich Furchen bemerkbar, die durch die Grenzen der unterliegenden Schädelknochen erzeugt werden. So markiert, wie auch LEYDIG bekannt (1872, p. 28), sich in dem vom Frontalschild überdeckten Teil der Knochenkruste eine mittlere gerade Linie, welche der Mittelnah der beiden Stirnbeine entspricht, und in dem gleichen Bezirk heben sich die Seitenränder der Frontalknochen als zwei nach der Schnauze konvergierende Linien ab. In ähnlicher Weise werden die von den Parietalschildern überdeckten Teile der Knochenkruste von vorn nach hinten von zwei Furchen durchzogen, die die Seitenränder des Scheitelbeines angeben (vgl. auch LEYDIG,

1872, p. 28 u. fig. 32, tab. 2). Schließlich bleiben noch Furchen übrig, die weder zu den Nähten der Schädelknochen, noch zu den Grenzen der Hornschuppen in Beziehung zu bringen sind. Sie zerfallen den von der Occipitalschuppe bedeckten Anteil der Crusta calcarea in mehrere Stücke, gliedern vom Hinterende der den Parietalschuppen zugehörigen Bezirke kleine Stücke ab und zerteilen den Vorderrand des vom Interparietale überdeckten Abschnittes der Crusta in eine Reihe von Stückchen. Vor allem bei der erwähnten Abgliederung des Parietalbezirkes gewinnt man den Eindruck, daß die Parietalschuppen aus Verschmelzung mehrerer Hornschuppen hervorgegangen sind und daß die Grenzen der den ursprünglichen Hornschuppen zugehörigen Knochenschuppen sich teilweise erhalten haben. Darauf weist auch hin, daß am hinteren, äußeren Rand der Parietalschuppe eine kleine Einziehung vorhanden ist, die mit dem einen Endpunkt der erwähnten Furche korrespondiert. Auch in seiner Form und Größe entspricht der von der Parietalschuppe durch die Furche abgetrennte Teil einigermaßen einer gewöhnlichen Knochenschuppe vom Rumpf. Das gilt auch für die unter der Occipitalschuppe gelegenen, durch die letztgenannten Furchen hervorgerufenen Teilbezirke, weniger für die betreffenden Verhältnisse am Interparietalschild.

Insgesamt muß man demnach im Furchensystem der Crusta calcarea viererlei Bildungen verschiedenen Ursprungs auseinanderhalten: 1. das von den Gefäßen erzeugte Relief, homolog demjenigen auf den Rumpfschuppen, 2. die den Grenzen der Hornschuppen entsprechenden Furchen, 3. die durch die Nähte der Schädelknochen bedingten Linien, welche sich in den ontogenetisch später zur Entwicklung kommenden Hautknochen vor allem bei jüngeren Tieren sichtbar erhalten, 4. Linien, die den unter einer Hornschuppe gelegenen Anteil der Crusta calcarea in kleinere Abschnitte zerfallen; sie stellen wenigstens zum Teil Grenzen von Knochenschuppen dar, die ursprünglich kleineren Hornschuppen angehörten; diese verschmolzen später (phylogenetisch) miteinander, während ihre knöchernen Anteile nur unvollkommen diesen Prozeß mitmachten.

Wir werden die gleichen Verhältnisse bei *Ophisaurus* (s. S. 89) und *Gerrhonotus* (s. S. 94) wieder zu besprechen haben.

## Entwicklung der Knochenschuppen.

### Historisches.

*Anguis* ist neben *Gongylus* die einzige Eidechse, bei der histologische Untersuchungen über die Entwicklung der Hautknochen vorliegen.

KERBERT (1876, p. 243) versprach Veröffentlichungen über Beobachtungen betreffs der Hautknochenentwicklung von *Anguis*, hat aber dieses Versprechen nicht eingelöst.

Als Erster macht FRAISSE (1885) Mitteilungen über die Entstehung der Hautknochen am regenerierten Schwanz (p. 74—76). Wie bei der Embryonalentwicklung sondert sich das aus protoplasmareichen Zellen bestehende Blastem der Cutis in zwei Lagen: eine zunächst unter der Epidermis und eine andere tiefere, deren Zellen durch zahlreiche Ausläufer Fibrillen und Fibrillenbündel liefern. Zwischen diesen Fibrillen bleiben Embryonalzellen erhalten, die zu den Osteoblasten werden. Die Osteoblasten behalten lange Zeit ihren Charakter als protoplasmatische Zellen. Sie sind in den ersten Stadien der Knochenbildung häufiger, scheinen allmählich resorbiert zu werden oder direkt in die Knochensubstanz überzugehen. Die Umbildung der Embryonalzellen zu Osteoblasten konnte FRAISSE nicht genau beobachten. Sie treten im Bereich der späteren Knochenplatte gleichzeitig in großer Anzahl auf, indem die Verkalkung derselben sofort beginnt. Die Ausläufer der Knochenzellen sollen von Anfang an sehr kurz und in geringer Zahl vorhanden sein, später fast ganz schwinden, so daß die Hautknochen bei *Anguis* in späteren Stadien äußerst homogen und konsistent erscheinen (vgl. dagegen S. 43). Die Markräume scheinen sich von der oberen Partie der Cutis abzuschnüren, wodurch auch das massenhafte Vorkommen von Pigmentzellen in denselben erklärt wird. Die Osteoclasten oder Myeloplaxen besitzen eine ganz bedeutende Anzahl von Kernen und sind wohl zwölfmal so groß wie die Knochenkörperchen. Die Schuppentasche besteht aus fibrillärem Gewebe, das keine Verkalkung erkennen läßt, dagegen außerordentlich stark und widerstandsfähig ist. Die regenerierten Knochenschuppen sind bei *Anguis* zuerst durchaus nicht regelmäßig angelegt; es scheint vielmehr, als wenn die ganze mittlere Partie der Cutis ursprünglich verknöcherte und die spätere Regelmäßigkeit erst durch die Tätigkeit der Myeloplaxen hervorgerufen würde (?).

Diese Resorptionerscheinungen sind nach FRAISSE am konservierten Material so außerordentlich schwierig zu beobachten, daß er es für nötig erachtet, darüber genauere Studien anzustellen.

KRAUSS (1906) findet bei Embryonen von *Anguis* mit beginnender Schuppenbildung (p. 331) und weiterhin bei einer 4 Monate alten *Anguis* (p. 335) noch keine Knochenbildung.

OTTO (1908, p. 206) bemerkt, daß Jugendstadien von *Anguis* in der Länge von 7,5 und 13 cm noch eine vollständig unverknöcherte Cutis hätten; bei einer 23 cm langen Blindschleiche dagegen fand er noch recht dünne Knochenschuppen. Über die Schnitte durch dieses Stadium sagt er unter anderem, daß der Schuppenfuß taschenartig von einer dichteren Bindegewebslage umgeben sei (p. 242).

STEHLI (1910, p. 748 f.), dem FRAISSE's Beobachtungen (s. o.) unbekannt sind, widmete der embryonalen Entstehung der Hautknochen bei *Anguis* (und *Gongylus ocellatus*) besondere Aufmerksamkeit. Sein Material waren einige Exemplare von *Anguis* von verschiedener Länge, darunter ein solches direkt nach dem Auschlüpfen. Das Alter der untersuchten Exemplare konnte nicht ermittelt werden, weshalb STEHLI auf LEYDIG's Bemerkung, daß 1jährige Tiere noch keine Spur von „Kalkklümpchen“ zeigten, sogar bei 2jährigen erst Spuren von Kalkkörpern vorhanden sind, nicht näher eingehen kann.

Die Epidermis ist gänzlich unbeteiligt an dem Entstehen der Knochenschuppe, die sich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis bildet und erst allmählich mehr der Oberfläche nähert.

STEHLI unterscheidet vier Stadien der Entwicklung. Das erste Entwicklungsstadium der Knochenschuppen, der Schuppenkeim, wurde bei einem Exemplar von 6—7 cm festgestellt. Die Cutis besteht noch zum größten Teile aus embryonalem Bindegewebe, mit großen rundlichen, öfter anastomosierenden Zellen. Nur in den unteren Lagen finden sich Fibrillenbildung und spindelförmige Zellen. Hauptsächlich direkt unter dem Pigment, in der obersten Grenzschicht der Cutis, sah STEHLI ein derberes Bindegewebe von großen, plasmareichen, runden Zellen mit ziemlich großen Kernen. Aus dieser Anhäufung von Bindegewebszellen geht nach STEHLI die Anlage der Knochenschuppen hervor.

Das zweite Stadium wurde (wie das dritte) bei einer Blindschleiche von 13 cm beobachtet und zwar in der Rückenhaut direkt hinter dem Kopf. Der oben erwähnte, unmittelbar unter dem Pigment gelegene Zellenhaufen hat sich bedeutend vergrößert und in die

Länge gestreckt. Die Kerne der Zellen sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. In der Mitte des Zellenhaufens lassen sich schon ziemlich deutlich modifizierte Cutiszellen erkennen, welche sich in zwei Längsschichten — ziemlich parallel der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe — angeordnet haben und durch besonders große Kerne auszeichnen, die Scleroblasten. Nach dem Rande des Schuppenkeimes zu gehen sie allmählich wieder in die gewöhnlichen Cutiszellen über. Die darunter gelegene Cutis zeichnet sich durch längs- und querverlaufende Fibrillen mit teils länglichen, teils noch rundlichen Bindegewebszellen aus.

Das dritte Entwicklungsstadium fand sich im hinteren Teil der Rückenhaut desselben Individuums. Zwischen den beiden sehr deutlich kenntlichen Scleroblastenschichten tritt eine feine Platte von Hartschubstanz auf, welche völlig von dem mesenchymatischen Scleroblasten eingehüllt ist, die junge Knochenschuppe. Die Schuppen decken sich schon regelrecht dachziegelartig, eine Lagerung, die durch ihr Wachstum bedingt wird. Die ganze Schuppenanlage ist nunmehr deutlich durch das Bindegewebe der obersten Grenzschicht vom Pigment getrennt und wird vom derberen Bindegewebe, der „Schuppentasche“, umhüllt. Die Hauptmasse der Cutis ist durch längs- und querlaufende Fibrillen mit zahlreichen, spindelförmigen Bindegewebszellen ausgezeichnet.

Nach dem Befund bei diesem Tier glaubt STEHLI sich zum Schluß berechtigt, daß die Schuppenentwicklung vom hinteren Teil des Rückens nach dem Kopf zu allmählich fortschreitet, läßt es aber offen, ob diese Erscheinung bei allen Blindschleichen von dieser Länge vorkommt, zumal bei einem Exemplar von 16 cm die Knochenschuppen an allen Hautstellen ganz gleichmäßig entwickelt waren.

Im vierten Stadium (Rückenmitte einer 16 cm langen Blindschleiche) ist die Knochenschuppe vollständig entwickelt, eine langgestreckte, zierliche, weiße Kalkplatte, die mit ihrem Vorder- rand tief in die Cutis eindringt. Schuppentasche und dachziegel- förmige Lagerung der Knochenschuppen sind deutlich. Unter der Schuppentasche zieht ein Strang von derberem, dunklerem Bindegewebe hin, der von Knochenplatte zu Knochenplatte verläuft und zahlreiche Bindegewebszellen einschließt. Unter jede Schuppe kommt ein Gefäß zu liegen.

Über die fernere Entwicklung der Knochenschuppe fügt STEHLI hinzu, daß sie sich immer mehr in die Breite ausdehnt und daß das die Knochenplatte umhüllende Bindegewebe in die

Markkanäle eindringt, die außerdem mit Blutgefäßen, Pigment und Nerven erfüllt sind.

Leider bleibt bei den Abbildungen von STEHLI viel an Deutlichkeit und Bestimmtheit der Einzelheiten zu wünschen übrig, so daß manche im Text mitgeteilten Verhältnisse den Figuren nicht abzulesen sind. So läßt sich aus keiner Figur etwas über die Form der embryonalen Bindegewebszellen und der Scleroblasten entnehmen, nur ihr Kern wird kenntlich. Ob nicht schon im Stadium II (Textfig. 1 bei STEHLI) zwischen den Doppelreihen der Scleroblasten Hartsubstanz vorhanden ist, bleibt bei der im Schuppenkörper ganz gleichmäßigen Darstellung der zwischen den Kernen befindlichen Masse unsicher. Auch in den Tafelfigg. 1—3 bei STEHLI ist das Bindegewebe sehr schematisch behandelt worden. Überhaupt ist es erstaunlich, wie klein alle histologischen Strukturen in den mit LEITZ Immersion  $\frac{1}{12}$  und Okular 5 gezeichneten eben erwähnten Tafelabbildungen erscheinen, die entweder ohne Zeichenapparat angefertigt oder später nicht unwesentlich verkleinert wurden.

#### Zeit und Ort des ersten Auftretens der Knochenschuppen.

Aus den vorstehenden Angaben ergibt sich, daß die Hautknochen bei der Blindschleiche in nachembryonaler Zeit auftreten. Ihre Entwicklung vollzieht sich jedenfalls im ersten Lebensjahr, sehr wahrscheinlich in den ersten Wochen. Die Angaben von LEYDIG und OTTO, die das Auftreten der Knochenschuppen in ziemlich alte Stadien verlegen, sind sicherlich irrig; den betreffenden Autoren sind die anfangs sehr dünnen und durch das reichliche Pigment schwer festzustellenden Knochentäfelchen entgangen. Auch KRAUSS' Angabe, daß bei einer 4 Monate alten Blindschleiche noch keine Spur von Hautknochen vorhanden gewesen sei, stehe ich skeptisch gegenüber.

Bei den Neugeborenen ist Hartsubstanz nicht vorhanden. In Übereinstimmung mit STEHLI, der bei seinem jüngsten Stadium von 6—7 cm, direkt nach dem Ausschlüpfen, keine Hartschubstanz entwickelt sah, fand ich bei einige Stunden alten Tierchen von 8—8,5 cm nichts von Knochenschuppen. Offenbar schwankt die Größe der Jungen bei der Geburt ziemlich stark. STEHLI's Neugeborenes maß 6—7 cm; mir liegen Embryonen vor, die größer sind, 7—8 cm Länge haben und, nach der Größe des Dottersackes zu schließen, nicht unmittelbar vor dem Ausschlüpfen stehen können. Dementsprechend dürfte auch die Zeit des Auftretens der Knochenschuppen etwas schwanken.



Die ersten Hartteile konnte ich bei einem 8 cm langen Tierchen nachweisen. Da es im Freien gefangen wurde, lassen sich über sein Alter keine genauen Angaben machen; nach einem Vergleich mit den Neugeborenen kann das Junge höchstens einige Wochen alt sein. Die ersten Hartteile treten also früher noch als auf dem in STEHLI angegebenen Stadium von 13 cm auf. Wahrscheinlich sind sie von STEHLI übersehen worden (s. S. 51). Sie sind weder an Schnitten noch an Totalpräparaten leicht aufzufinden. An Schnitten färben sie sich auf diesem frühen Entwicklungszustand so wenig abweichend von ihrer bindegewebigen Umgebung, daß sie nur bei starken Vergrößerungen festgestellt werden können. Durch Maceration lassen sie sich nicht sauber isolieren, weil sie sehr zart sind, und beim Aufhellen oder Färben ganzer Hautstücke bleiben sie, abgesehen von dem verdeckenden Pigment, durch ihr vor der Umgebung wenig verschiedenes Lichtbrechungs- und Färbungsvermögen unsichtbar. Ich behandelte Hautstücke zwischen Objektträger und Deckglas mit dünner Kalilauge unter gelindem Erwärmen, bis bei Anwendung leichten Druckes die Haut in die einzelnen Schuppen auseinander weicht, das die jungen Knochenschuppen umhüllende Bindegewebe zerreißt und sie selbst zutage treten.

Durch Vergleichen solcher Macerationspräparate mit den entsprechenden Schnitten konnte ich feststellen, daß bei dem erwähnten Stadium auf dem Rücken mit Ausnahme der Nackengegend nur unsichere Andeutungen von Knochen vorhanden sind, auf der Bauchseite dagegen schon deutlich kenntliche Knochenplättchen bestehen. Nach dem After zu werden die Plättchen immer zarter, und im Schwanzabschnitt läßt sich (dorsal und ventral) nichts gewisses beobachten. Daher kann man also bei frühen Stadien an ein und demselben Exemplar verschiedenen Entwicklungszuständen der Knochenschuppen begegnen, was auch STEHLI hervorhebt. Weil aber, abgesehen von der Nackengegend, die Bauchseite in der Bildung der Hautknochen der Rückenseite vorseilt, stützen unsere Befunde nicht STEHLI's Anschauung, daß die Schuppenentwicklung vom hinteren Teil des Rückens nach vorne allmählich fortschreite. Schon bei einem 9,5 cm langem späteren Stadium finde ich die Knochenplättchen am ganzen Rumpf entwickelt; im Schwanz sind sie caudalwärts immer weniger ausgebildet. Zuletzt scheinen die Hautknochen in dem Integument des Kopfes aufzutreten, soweit dieses nicht überhaupt knochenfrei bleibt (Lippen).

## Histogenese der Knochenschuppen.

Um die Histogenese der Hautknochen zu verstehen, müssen wir uns zunächst den Zustand der Haut vor dem Auftreten von Hartteilen vor Augen führen. Wir wählen dazu einen Embryo von 8 cm Länge, also ein Stadium nicht mehr allzu fern vom Auschlüpfen. Schon jetzt ist die Cutis deutlich in die Schichten differenziert, die der Eidechsenhaut in fertigem Zustand eigentümlich sind; ja diese Schichten treten noch übersichtlicher hervor als auf späteren Stadien, weil mit der zunehmenden Größe der Knochenschuppen das

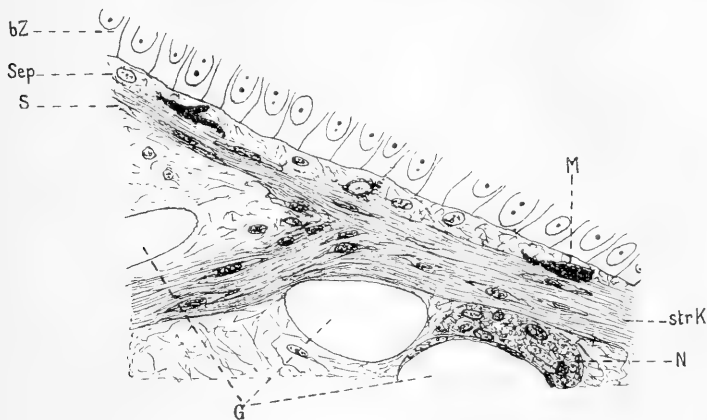


Fig. N. *Anguis*. Embryo von 8 cm. Die Abbildung entspricht dem in Fig. 22, Taf. 2 mit *B* bezeichneten Ausschnitt. 640:1.

*bZ* basale Epidermiszellen. *Sep* Subepidermis. *strK* straffes Corium. *S* vom straffen Corium in den Schuppenkörper abzweigender Strang. *M* Melanophoren. *G* Querschnitt von Blutgefäßen. *N* Querschnitt eines Nerven.

Bindegewebe an Masse zurücktritt und die einzelnen Schichten dichter aufeinanderliegen. Gegen ihre Unterlage ist die Haut durch eine dünne Bindegewebesicht, die Subcutis (*Sk*, Fig. 22, Taf. 2 u. Textfig. N) abgesetzt, die sich nach der Epidermis hin auflockert, die Blutgefäße (*G*) birgt und den Zusammenhang mit dem straffen Corium (*strK*) vermittelt. Dies letzte ist eine dickere Schicht aus faserigem Bindegewebe, die nicht wie die Subcutis geradlinig verläuft, sondern unter jeder Schuppe in die Höhe steigt und in jeden Schuppenkörper hinein einen im Schnitt strangartigen, räumlich plattenartigen Fortsatz (*S*, Textfig. N) entsendet. Dieser Fortsatz verläuft parallel dem Epithel der Schuppenoberseite, aber in einiger Entfernung davon, und verjüngt sich zum distalen Schuppenrand

hin. In den obersten Lagen des faserig differenzierten straffen Coriums und zwar in der Gegend, in welcher der erwähnte Strang abzweigt, und in dem Strange selbst nimmt die Knochenschuppe ihren Ursprung, wie ein Vergleich mit späteren Stadien ergibt. Irgendwelche besonders differenzierte Zellen, von denen die Bildung der Knochenschuppe ausginge, habe ich niemals feststellen können. Alle Zellen im straffen Corium sind einheitlich, liegen zwischen den Faserlagen, sind entsprechend abgeplattet und zeigen im Schnitt länglichen Kern und spindelförmigen, durch Eisenhämatoxylin schwärzbaren Zelleib (vgl. Textfig. N). Durch Einstellen mit der Micrometerschraube (und auch aus der Form der Grübchen, die sie auf älteren Stadien in den jungen Knochenschuppen hinterlassen) vergewissert man sich, daß es platte, scheibenförmige Elemente sein müssen.

Im Gegensatz zu STEHLI (1910, s. o.) finde ich also bei *Anguis* die Cutis kurz vor der Zeit des Auftretens der ersten Hartgebilde keineswegs größtenteils aus embryonalem Bindegewebe bestehend, sondern fast in der Weise differenziert, wie sie bei Formen ohne Hautknochen für das erwachsene Tier charakteristisch ist. Eine Anhäufung von Bindegewebszellen, einem Schuppenkeim, der die erste Anlage der Knochenschuppe darstellen soll, konnte ich nicht feststellen. Den in den Schuppenkörper eintretenden Bindegewebsstrang erwähnt STEHLI bei *Anguis* erst von späteren Stadien, dagegen findet er bei *Gongylus ocellatus* (p. 761) eine derartige Bildung, in welcher die erste Schuppenanlage, der Schuppenkeim, gelagert war.

Die erste Hartschubstanz fand ich, wie schon erwähnt, bei einem 8 cm langen postembryonalen Exemplar. Der Bau der Cutis zeigt hier im übrigen genau das Verhalten wie beim vorhin geschilderten Embryo. In Fig. 48, Taf. 4 ist ein Stück der Cutis dargestellt (Haut des Bauches kurz vor dem After), das seiner Lage nach ungefähr dem mit *B* in Fig. 22, Taf. 2 markierten Bezirk entspricht. Das straffe Corium (*strK*) zeigt ausgeprägter den faserigen Bau und läßt vor allem da, wo es nach Abgabe des in den Schuppenkörper einstrahlenden Fortsatzes (*S*) wieder abwärts verläuft, gut die Schichten mit abwechselnd längs und quer getroffenen Fasern erkennen. Über dem straffen Corium liegt die subepidermoidale Schicht (*Sep*), die zum größten Teil von Melanophoren (*M*) erfüllt ist und aus zartem faserigem Bindegewebe besteht. Dort wo der erwähnte Strang vom straffen Corium abzweigt, finden sich die ersten Spuren des

Hautknochens als dünne kurze Knochenlamelle (*K*). Da sie sich durch ihre Färbung sehr wenig vor dem umgebenden Bindegewebe absetzt, bleibt sie bei schwächeren Vergrößerungen vollkommen unsichtbar und ist auch mit den besten optischen Mitteln auf diesem frühesten Zustand nur mühsam zu erkennen. Hat man sich auch an manchen Stellen sicher von ihrem Vorhandensein überzeugt, so bleibt man an anderen Stellen im Zweifel, ob wirklich schon Knochen oder nur eine dichte Bindegewebsparte vorliegt. Wie wir später erfahren werden (s. S. 57), stellt die Knochenschuppe auf diesen frühesten Stadien eine vielfach durchlöchernte Platte dar, wahrscheinlich zu allererst sogar einen Komplex mehrerer nicht miteinander zusammenhängender Stücke, so daß es erklärlich ist, daß man ihr immer nur auf kurzen Strecken im Schnitt begegnet. Der jungen Knochenschuppe angeschmiegt liegen die aus den Bindegewebszellen hervorgegangenen Osteoblasten (*O*), platte Zellen, deren Cytoplasma sich mit Eisenhämatoxylin sichtbar machen läßt und die sich von den übrigen Zellen des straffen Coriums in keiner Weise unterscheiden. Anfangs liegen die Zellen der Lamelle von Knochensubstanz nur dicht an (*O*, Fig. 49, Taf. 4). Mit zunehmender Dicke der Knochenschuppe aber gelangen sie in die Lamelle hinein, indem sie anfangs in Grübchen liegen (*O*, Fig. 50, Taf. 4), dann vom Knochen überwältigt werden. Die Grübchen sind auch an Totalpräparaten junger Knochenschuppen dieser Stadien gut nachzuweisen (s. S. 57 und Fig. 58, Taf. 5). In diesen frühen Zuständen erscheint die Knochenlamelle auf Schnitten vollkommen homogen. Weil aber Totalpräparate eine zarte Faserung (Fig. 58, Taf. 5) erkennen lassen, muß man annehmen, daß die Osteoblasten die Knochensubstanz nicht als etwas vollkommen Neues produzieren, sondern daß die vorhandenen Bindegewebsfibrillen in den gebildeten Knochen mit eingehen, ein Verhalten, das gerade in neueren Arbeiten über Knochenentwicklung gegenüber der Tätigkeit der Osteoblasten in den Vordergrund geschoben wird. Die Bildungszellen des Knochens mit STEHLI als Scleroblasten zu bezeichnen, geht nicht an, da es sich nicht um eine zellfreie Hartsubstanz handelt.

Dieses Stadium ist wohl dem zweiten Stadium der Entwicklung der Knochenschuppe bei STEHLI gleichzusetzen. Wie oben zitiert (s. S. 50), sollen im Schuppenkeim Zellen sich in zwei Längsschichten ordnen, die durch besonders große Kerne ausgezeichnet sind. Über die Form des Zelleibes sagt STEHLI nichts; ebenso ist seinen an histologischen Details armen Abbildungen, insbesondere Textfig. 1,

die diesen Zustand wiedergibt, nichts darüber zu entnehmen. Auch sagt STEHLI nicht, was sich in dem Raum zwischen den beiden Reihen der Scleroblasten befindet! Hartschubstanz findet STEHLI erst bei Blindschleichen von 13 cm. Alles das scheint mir dafür zu sprechen, daß dem Autor Stadien vorgelegen haben, in denen die ersten Spuren von Hartschubstanz schon entwickelt waren, die er aber an seinen Präparaten nicht zu erkennen vermochte. Das wäre nicht verwunderlich, da STEHLI, (1910 p. 739) „für feinere histologische Untersuchungen“ der Einfachfärbung mit Boraxkarmin wegen der intensiven Kernfärbung den Vorzug gab.

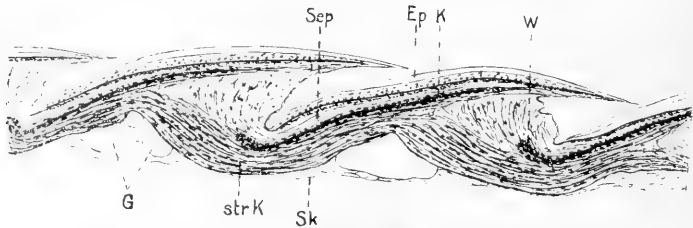


Fig. O. *Anguis* von 8 cm. Längsschnitt durch die Haut des Bauches. 119:1. *Ep* Epidermis. *Sep* Subepidermis. *strK* straffes Corium. *Sk* Subcutis. *K* junge Knochenschuppe von Osteoblasten eingefäst. *W* die aufgebogene Schuppenwurzel mit dichterem Ansammlung der Osteoblasten. *G* Querschnitt von Blutgefäßen.

In dem Maße, wie die Knochenschuppen an Größe zunehmen, gelangen immer mehr Osteoblasten in die gebildete Lamelle von Hartschubstanz hinein. Die dünne Knochenplatte ist anfangs noch von sehr ungleichmäßiger Stärke (Fig. 50, Taf. 4). Allmählich aber gleichen sich die Unebenheiten aus, und damit ordnen sich die der jungen Knochenschuppe anliegenden Osteoblasten in zwei gerade, deutliche, schon bei schwächeren Vergrößerungen auffallende Reihen (Textfig. O), was auch STEHLI richtig hervorhebt. Schon jetzt macht sich an der Wurzel der Knochenschuppe eine stärkere Ansammlung von Kernen bemerkbar (A, Fig. 50, Taf. 4 u. Textfig. O), die auch bei älteren Schuppen erhalten bleibt (s. S. 60). Auffällig ist, daß bei manchen Knochenschuppen das Wurzelende stark in die Höhe gebogen ist (Fig. 50, Taf. 4 u. Textfig. O); es scheint mir aber, daß dies ein Kunstprodukt ist, hervorgerufen durch das stärkere Abheben der Schuppen voneinander, wie es beim Schneiden leicht eintritt.

Textfig. O stellt einen Schnitt durch die Bauchhaut der jungen Blindschleiche von 8 cm Länge dar, von einer Stelle, an der die

Entwicklung der Knochenplatten noch etwas weiter fortgeschritten ist als in dem in Fig. 50, Taf. 4 wiedergegebenen Zustand. Sehr gut läßt sich hier noch die Schichtung der Cutis erkennen, die im wesentlichen mit dem in Fig. 22, Taf. 2 dargestellten embryonalen Stadium übereinstimmt. Mit der zunehmenden Dicke der Knochenschuppe nimmt die subepidermoidale Schicht an Umfang ab, die Lagen des straffen Coriums werden stärker zusammengepreßt und treten hinter dem verknöcherten Anteil der Cutis zurück.

Der jungen Knochenschuppe fehlt anfangs eine Gleitfläche; sie differenziert sich erst später aus (s. u.) unter Mitwirkung von Ostoclasten (s. S. 60). Über das weitere Wachstum der Knochenschuppe ist in histologischer Beziehung nichts besonderes zu bemerken; die Osteoblastenschicht erhält sich dauernd als Schuppen-tasche (s. S. 59), und mit der zunehmenden Dicke der Knochenplatte gibt sie ständig Knochenzellen an diese ab.

#### Morphogenese der Knochenschuppen.

Die Entwicklung der Form der Hautknochen habe ich an den oben erwähnten (s. S. 52), in Glyceringelatine eingeschlossenen Macerationspräparaten verfolgt. Bei ihrem ersten Auftreten stellen sie sehr dünne, von zahlreichen größeren oder kleineren Öffnungen durchbrochene Plättchen mit zackigem Rand dar (Fig. 56, Taf. 5). Schon jetzt lassen sich manchmal die Durchbohrungsstellen der Gefäße als besonders weite Löcher erkennen. Diese Schilderung bezieht sich auf ein Plättchen aus dem Rücken einer 9,5 cm langen Blindschleiche; bei dem 8 cm langen Exemplar gelang es mir nicht, von den ersten Stadien ein zum Zeichnen geeignetes Präparat herzustellen.

Dagegen erhielt ich gute Bilder von dem weiter fortgeschrittenen Zustand auf der Bauchseite des 8 cm langen Tierchens (Fig. 57, Taf. 5). Nunmehr tritt die spätere Form der Knochenschuppe schon deutlich hervor. Alle Öffnungen in dem Plättchen bis auf die Durchbohrungen der Gefäße sind geschwunden; sein Rand ist glatter geworden. Am Schuppenfuß hebt sich die Gleitfläche als ein schmaler Saum ab. Auf diesem Stadium erscheinen die Plättchen wie übersät mit kleinen, rundlichen, scharf umrandeten Vertiefungen (Fig. 58, Taf. 5), den Grübchen, in denen die allmählich vom Knochen aufzunehmenden Osteoblasten lagerten. Ferner macht sich bei stärkeren Vergrößerungen eine faserige Struktur der Plättchen bemerkbar (Fig. 58, Taf. 5). Die Fasern verlaufen in zwei

annähernd zueinander senkrechten Richtungen parallel zur Fläche der Haut und zeigen damit ihre Herkunft aus dem straffen Corium (s. S. 55).

Weiterhin (Bauchseite eines 9,5 cm langen Exemplars) wird die Gleitfläche relativ mächtiger (Fig. 59, Taf. 5). Die Gefäßlöcher haben sich verengt und erscheinen dadurch deutlicher in der typischen Anordnung. In Korrespondenz mit ihnen treten am Hinterrand die ersten Anzeichen des später so ausgeprägten welligen Konturs hervor. Die Grübchen der Knochenzellen gehen in der Gleitfläche der Schuppenwurzel parallel; im übrigen Teil der Schuppe läßt sich keine bestimmte Anordnung der Knochenzellen erkennen.

Als weiteres Stadium gebe ich die Abbildung eines Knochenplättchens einer 14 cm langen Blindschleiche (Fig. 60, Taf. 5). Hier setzt sich die Gleitfläche erhöht und in etwas zackiger Grenze (s. S. 60) gegen den Rest der Schuppe ab. Sie zeigt die eben erwähnte Anordnung der Knochenzellen noch deutlicher. Diese dem Rand der Schuppe parallel gehenden Reihen setzen sich nunmehr auf die seitlichen Teile und den Hinterrand der Knochenschuppe fort und kennzeichnen den Zuwachs an Knochensubstanz. Im mittleren Teil der Schuppe dagegen besteht die regellose Anordnung der Knochenzellen fort. Bei der zunehmenden Dicke des Knochens schneiden die aus den Löchern auf die Oberseite austretenden Gefäße in den Knochen ein und bilden sowohl an den Gefäßdurchbohrungen wie am freien Rande den Anfang der Rinnen, die der fertigen Schuppe das charakteristische Gepräge geben.

Nur noch kleine Änderungen treten im weiteren Verlaufe der Entwicklung auf, wie ein Vergleich mit (Fig. 61, Taf. 5) der Schuppe einer 28 cm langen Blindschleiche zeigt. Die Gefäßdurchbohrungen verengen sich noch mehr und verschwinden zum Teil von der Oberfläche durch Überbrückung der Rinnen. Diese selbst vertiefen sich und verlaufen bis zu den Einbuchtungen des welligen Hinterrandes. Die Zuwachsstreifen sind mit der Größenzunahme der Schuppen zahlreicher geworden, so daß der zentrale Teil mit den regellos angeordneten Knochenzellen an Umfang zurücktritt.

Beziehungen der Hautknochen zum umgebenden Bindegewebe und ihre Verbindung untereinander.

Daß die Knochenschuppe der Blindschleiche allseits von unverkalktem Bindegewebe umhüllt ist und Ober- und Unterseite dieser

Hülle durch Bindegewebszüge miteinander zusammenhängen, welche die Öffnungen der Hautknochen durchsetzen, stellte schon LEYDIG (1868, p. 71) fest. Nach KERBERT (1877) lagert sich das Bindegewebe überall dicht an die Knochen an, so daß sie von einer Schuppentasche umhüllt sind. TODARO (1878) homologisiert diese mit dem Periost (bei *Seps*). BATELLI (1880, p. 352) erwähnt, daß die von der Subcutis aufsteigenden Faserbündel nebst Blutgefäßen ihren Weg durch die kleinen Kanäle nehmen. Ebenso konnten die neueren Untersucher die von LEYDIG und KERBERT angegebenen Verhältnisse bestätigen (OTTO, 1908, p. 242; STEHLI, 1910, p. 749).

An guten Präparaten sieht man, daß die Schuppentasche wenigstens im größten Teil ihrer Ausdehnung nur einen sehr dünnen, dem Periost homologen Überzug des Knochens darstellt, charakterisiert durch die platten, dem Knochen anliegenden Osteoblasten. In sehr geringem Abstand vom Knochen folgt schon das gewöhnliche Bindegewebe. An der Schuppenwurzel ist immer eine bedeutend dichtere Ansammlung von Kernen zu sehen, die nicht, wie sonst die Osteoblastenkerne, der Fläche des Knochens parallel laufen, sondern (vornehmlich auf der Oberseite des Knochens, wo sie besonders dicht liegen) mit der einen verjüngten Seite auf den Knochen zielen (s. A, Textfig. Pa). Früher schon (1910, p. 701) hatte ich diese Tatsache bei *Voeltzkowia* festgestellt und von einem bindegewebigen, kernreichen Saum gesprochen, der dem Schuppenfuß entlang läuft. Bei der Blindschleiche sind die Verhältnisse viel auffälliger und auch OTTO (1908, p. 242) nicht ganz entgangen; wenigstens scheint mir seine Bemerkung, daß der „Schuppenfuß taschenartig von einer dichteren Bindegewebslage umgeben“ sei, darauf hinzuweisen. STEHLI (1910) dagegen erwähnt dieses auffällige Verhältnis weder im Text, noch tritt es, obwohl schon bei jungen Knochenschuppen sichtbar, an seinen Abbildungen hervor. In ähnlicher Weise, aber nicht so stark, häufen sich auch die Osteoblasten am distalen Schuppenrand (s. Textfig. Pb). Das auf Ober- und Unterseite der Schuppe gelegene Bindegewebe schließt sich beim Aufhören des Knochens zu einer einheitlichen Platte zusammen, die sich in den freien Schuppenrand hinein noch ein Stück fortsetzt (Bp, Textfig. Pb). Auch treten ja gerade an dieser Stelle gut nachweisbar Bindegewebsfasern in den Knochen ein (vgl. S. 44).

Dort, wo das Epithel über den Schuppenwinkel hinaus sich noch eine Strecke fortsetzt, gegen den Knochen hin vordringt und



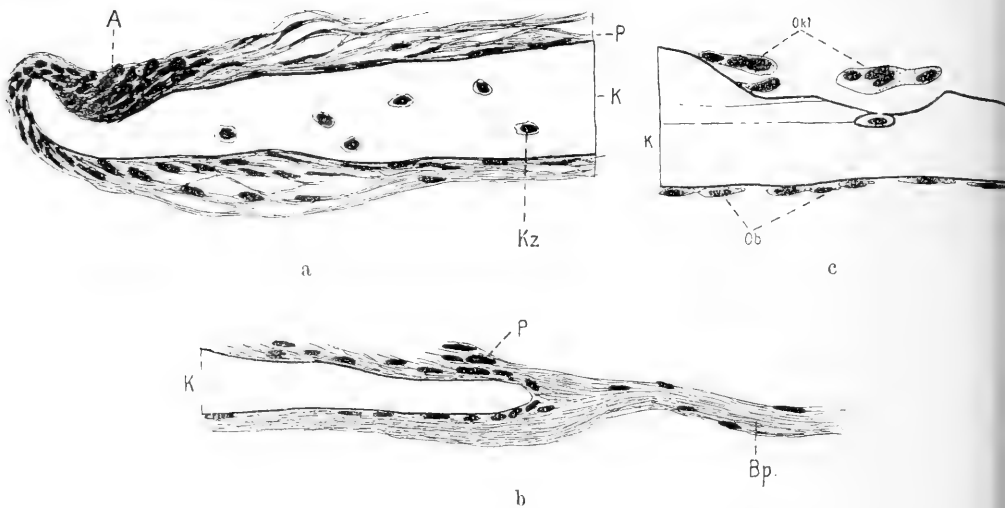


Fig. P. *Anguis* von 21 cm. Knochenschuppen und umhüllendes Bindegewebe. 480:1. a Schuppenbasis. b distales Schuppenende. c Beginn der Gleitfläche.

K Knochen. P Periost (Schuppentasche). Kz Knochenzellen. A stärkere Ansammlung der Osteoblasten an der Schuppenbasis. Bp Bindegewebsplatte im distalen Schuppenrand. Ob Osteoblasten. Okl Ostoclasten.

am Beginn der Gleitfläche aufhört (vgl. Textfig. L, S. 45), machen sich Resorptionsvorgänge am Knochen bemerkbar. Sie bewirken, daß die Gleitfläche so scharf und zackig von der übrigen Knochenschuppe abgesetzt ist. Textfig. Pc gibt eine solche Stelle wieder. Unmittelbar nach links an das gezeichnete Stück würde die Gleitfläche anschließen. Unvermittelt findet eine Verjüngung des Knochens statt infolge von Resorption auf seiner oberen Seite: das geht hervor aus den unregelmäßigen, in die parallele Schichtung des Knochens einschneidenden Buchten dieser Stelle, in denen vielkernige Ostoclasten (Okl, Textfig. Pc) liegen, die sich, abgesehen von den Kernverhältnissen, leicht und sicher durch ihre bedeutende Größe von den Osteoblasten, wie sie sich z. B. auf der Unterseite des Knochens vorfinden (Ob, Textfig. Pc), unterscheiden lassen. Die scharfe Absetzung der Gleitfläche vom übrigen Teil der Schuppe verdankt somit einem Resorptionsvorgang ihren Ursprung, der seinerseits durch das dichte Herantreten des Epithels an den Knochen angeregt sein dürfte (s. Textfig. L). Dementsprechend macht sich die Gleitfläche erst auf einem gewissen Alter

der Knochenschuppe bemerkbar (s. S. 57) und tritt mit ihrer zunehmenden Dicke immer deutlicher hervor.

Die durch die Markkanäle ziehenden Fasern des straffen Coriums verästeln sich in der Subepidermis und streben dem Epithel zu.

Die Verbindung der Hautknochen untereinander verhält sich bei der Blindschleiche prinzipiell übereinstimmend mit der von *Ophisaurus*, ist aber sehr viel schwieriger zu beobachten wegen der geringen Mächtigkeit des Integuments von *Anguis*. Es sei daher auf die Darstellung der betreffenden Verhältnisse von *Ophisaurus* (s. S. 86) verwiesen.

Zugehörigkeit der Hautknochen zum straffen Corium.

Die Frage, welcher Schicht der Cutis die Hautknochen einzurechnen sind, ist von den einzelnen Untersuchern verschieden beantwortet worden.

LEYDIG (1868, p. 71) hat sich nicht bestimmt darüber ausgesprochen; er hebt nur hervor, daß das Knochengewebe allseits von unverkalktem Bindegewebe umgeben ist, daß das Stückchen Lederhaut, welches je eine Schuppe bildet, nur im Innern zu einer Knochen tafel geworden, während die Rinde gewöhnliches Bindegewebe geblieben ist.

KERBERT (1877, p. 225) findet die Knochen tafeln in der lockeren Bindegewebsmasse der oberen Grenzschrift, d. i. nach unserer Bezeichnung in der Subepidermis.

Nach BATELLI (1880, p. 352) dagegen liegen die Hautknochen im Stratum limitans inferius, d. i. unser straffes Corium. Man kann es nach ihm in 2 Teile zerlegen, einen oberen verknöcherten und einen unteren, der ebenso gebaut ist wie bei *Lacerta*. An der oberen Fläche des Knochens traf er immer noch einen schmalen Saum des Stratum limitans superius, unserer Subepidermis.

MAURER (1895) hinwiederum gibt an, daß die Knochenschuppe in der Subepidermis liege, also überhalb des straffen Coriums (p. 220), und zwar im tiefsten Teil der subepidermoidalen Schicht (p. 221).

OTTO (1908, p. 239 u. 242) sagt, die Knochenschuppe liege direkt unter der pigmentierten Zone in den obersten Lagen der Cutis und rage mit ihrem Schuppenfuß weit in die Cutis hinein.

Nach STEHLI (1910, p. 749) bildet sich die Knochenschuppe von *Anguis* in den unteren und mittleren Schichten der Cutis und nähert sich erst allmählich mehr der Oberfläche.

Bei der Entscheidung der Frage, welcher Schicht der Cutis die

Hautknochen angehören, muß man sich zunächst ins Gedächtnis zurückrufen, daß das straffe Corium durch die horizontalen Faserlagen, die Subepidermis durch den zur Oberfläche der Haut senkrechten Verlauf der Bindegewebsfasern charakterisiert ist. Da nun eine Lage letzter Art, von Chromatophoren erfüllt, immer zwischen Epidermis und Knochen sich vorfindet, so könnte der Knochen höchstens den unteren Teil der Subepidermis darstellen. Dem widerspricht aber, daß die im Knochen nachweisbaren Bindegewebsfasern (s. S. 44 u. 55) eine ganz ausgesprochen wagerechte Anordnung zeigen. Dieses Verhalten des Knochens zeugt also dafür, daß er ein Teil des straffen Coriums ist. Ferner ist zu beachten, daß das unter dem Knochen liegende unverknöcherte straffe Corium im Verhältnis zur Gesamtdicke der Haut sehr geringe Mächtigkeit besitzt, während eine Einrechnung des Knochens ins straffe Corium eine den Formen mit unverknöchelter Haut entsprechende Dicke der einzelnen Schichten ergeben würde. Den schlagendsten Beweis für die Zugehörigkeit der Hautknochen zum straffen Corium liefert ihre Entwicklungsgeschichte. Wie wir gesehen haben, entwickeln sie sich von der Anlage des straffen Coriums aus, insbesondere von der in den platten Schuppenkörper einstrahlenden Abzweigung des straffen Coriums. Zusammenfassend können wir also sagen, daß die Hautknochen den oberen verknöcherten Teil des straffen Coriums darstellen. Bei älteren Tieren wird allerdings die Subepidermis von dem durch appositionelles Wachstum sich vergrößernden Knochen in Mitleidenschaft gezogen; der Knochen drängt gegen die Epidermis vor und verkleinert die Dicke der Subepidermis. Das zeigt sich deutlich an dem Verzweigungsgebiet der Gefäße, das ursprünglich der Subepidermis angehört, nunmehr aber in die Rinnen des Knochens und bei deren Überbrückung in den Knochen selbst zu liegen kommt. Diese Tatsache tritt ja bei den Formen mit mächtig entwickelten Verknöcherungen, die die Verzweigungsstellen der Gefäße in größerem Umfang in sich aufgenommen haben, überzeugender hervor (s. *Ophisaurus* und *Gerrhonotus*).

### c) Blutgefäße (und Nerven).

Die Versorgung der Haut mit Blut geschieht durch ein sehr regelmäßig geformtes Gefäßnetz, das zwischen Subcutis und straffem Corium liegt. Seine Beschaffenheit kann man am besten mikroskopisch an der Haut von Embryonen (8 cm Länge) untersuchen,

die, aufgeheilt, unter günstigen Umständen durch die Erfüllung der Gefäße mit Blutkörperchen ihren Verlauf hervortreten läßt.

Textfig. Qa gibt eine schematisierte Darstellung der Blutgefäße eines ringförmigen Hautstückes vom Rumpf, das fünf Schuppenquerreihen umfaßt, in der linken Seitenlinie aufgeschnitten und in der Ebene ausgebreitet wurde. In der dorsalen (*dm*) und ventralen (*vm*) Mediane verlaufen je zwei Längsstämme, von denen die Speisung des Netzes ausgeht. Der eine dieser Längsstämme dorsal

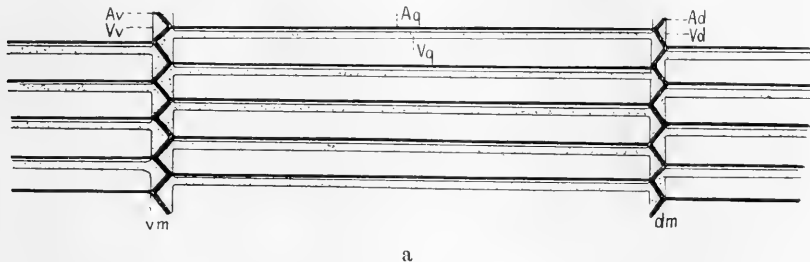
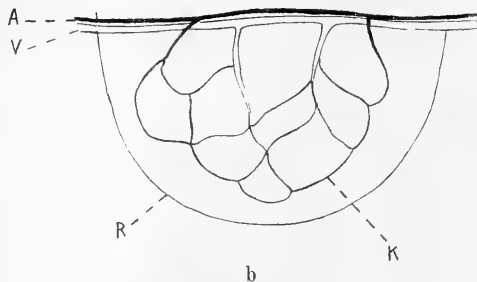


Fig. Q. *Anguis*, Embryo von 8 cm.  
 a Schema des Wundernetzes der Haut. 15:1. *dm* dorsale, *vm* ventrale Mittellinie. *Ad* dorsale Arterie. *Vd* dorsale Vene. *Av* ventrale Arterie. *Vv* ventrale Vene. *Aq* arterieller Querstamm. *Vq* venöser Querstamm. b Gefäßverzweigung in einer Schuppe. 45:1. *A* Arterie. *V* Vene. *K* Capillarnetz. *R* freier Rand der Schuppe.



und ventral ist eine Arterie (*Ad* und *Av*), der andere eine Vene (*Vd* und *Vv*). Die beiden Längsarterien stehen untereinander durch Querstämme (*Aq*) in Verbindung, die beiderseits den Körper umgreifen entsprechend den Querreihen der Schuppen. Ebenso verhält es sich mit den Längsvenen, die durch die Querstämme (*Vq*) miteinander in Verbindung gesetzt sind. Wir haben also ein arterielles und ein venöses Wundernetz vor uns. Da die Querreihen der Schuppen sehr regelmäßig angeordnet sind, zeigen auch die Maschen des Gefäßnetzes eine sehr gleichmäßige Ausbildung.

An Einzelheiten ist noch folgendes zu beachten. Die Längsstämme auf der Bauchseite sind etwas dicker als die auf der Rückenseite, was mit dem geringen Raum zusammenhängen mag, den die Dornfortsätze der Wirbel in der dorsalen Mediane zwischen sich und

dem straffen Corium freilassen. Während die Längsvenen ziemlich gerade verlaufen, sind die Längsarterien zickzackförmig geschlängelt, derart, daß auf der Seite der stumpfen Winkel die Querverbindungen abgehen. Die von den Längsstämmen nach links und rechts ausgehenden Quergefäße alternieren miteinander, was dorsal schärfer ausgeprägt ist. Das hängt mit der Anordnung der beiden mittleren dorsalen Schuppenreihen zusammen, die in einer Zickzacklinie zusammenstoßen (s. S. 16); da die beiden mittleren Schuppenreihen auf der Bauchseite dieses Verhalten weniger deutlich zeigen, bleibt es auch auf den Verlauf der Gefäße von geringerem Einfluß. In den Längsstämmen liegen Arterie und Vene übereinander, in den Querverbindungen liegt die dünnere Arterie cranialwärts vor der dickeren Vene, was sich auch auf Schnitten feststellen läßt. Die benachbarten Querstämmen sind untereinander durch ziemlich zahlreiche, in der Längsrichtung des Tieres verlaufende Anastomosen verbunden.

Jede einzelne Schuppe wird nun von den Querstämmen aus vascularisiert (Textfig. Qb): mehrere feine arterielle und venöse Ästchen gehen von ihnen aus in den Schuppenkörper und bilden ein weitmaschiges Capillarnetz (*K*), das mit bogigen Schlingen gegen den Schuppenrand (*R*) vordringt, aber sich überall in einer gewissen Entfernung von ihm hält.

In der Haut der erwachsenen Blindschleiche sind die geschilderten Verhältnisse durch den Reichtum an Pigment und die Gegenwart der Hautknochen viel schwieriger zu verfolgen. Manchmal zeigt die abgelöste Haut durch die Pigmentzellen, welche die Blutgefäße begleiten, bei Betrachtung von der Unterseite die Querstämmen und ihre Anastomosen recht gut (vgl. auch LEYDIG, 1873, p. 775). Die Längsstämme sind schon weniger leicht aufzufinden, weil sie beim Ablösen der Haut streckenweise an der Unterlage haften bleiben, vor allem in der dorsalen Mediane, wo sie mit den Dornfortsätzen in innigem Zusammenhang treten. In den Verknöcherungen selbst stellen die Markkanäle und Furchen der Oberfläche einen Abguß der Gefäße dar und geben somit Aufschluß über ihren Verlauf. Unmittelbar nach ihrer Abzweigung von den Querstämmen durchbrechen die venösen und arteriellen Ästchen die Knochenschuppen. So wird verständlich, warum die Markkanäle annähernd in gerader Linie liegen (s. S. 42). Weiterhin verbreiten sich die Gefäße auf der Oberfläche in den Rinnen und liefern hauptsächlich im hinteren, knochenfreien Teil der Schuppe das Capillar-

netz. Dieses hat schon LEYDIG (1868, p. 72, fig. 34 u. 35, tab. 5) beobachtet und abgebildet.

Über den Verlauf der Blutgefäße in der Haut von Sauriern liegen bis jetzt nur wenige Mitteilungen vor. Die Form der Netzmaschen hängt in hohem Grad vom Hautrelief ab (vgl. W. J. SCHMIDT, 1910, p. 631). Auch die Zahl und Anordnung der Längsstämme wechselt bei den einzelnen Familien, wie ich mich durch Stichproben überzeugte. Viel besser sind wir über die einschlägigen Verhältnisse bei Schlangen durch FICALBI (1888, p. 94 f.) unterrichtet; er stellte fest, daß auch hier die Arterien eine „rete mirabilmente anastomotica“ (sistema anastomotico perfetto) bilden, welches von vier Hauptstämmen aus versorgt wird. In einer späteren, die Schlangen betreffenden Abhandlung, sollen diese Ergebnisse ebenso wie die auf unseren Gegenstand bezüglichen Mitteilungen von RATHKE (1839) und ZERMACK (1894) eingehender gewürdigt werden.

Über den Verlauf der Nerven habe ich keine Untersuchungen angestellt; ich habe auf den Schnitten nur öfter ihre Querschnitte neben denen der Blutgefäße vorgefunden (vgl. Textfig. H u. N) und schließe, daß wie bei anderen Formen Nervenplexus und Gefäßnetz ziemlich parallel gehen (vgl. W. J. SCHMIDT, 1910). LEYDIG (1868) sagt über das Verhalten der Nerven in den Schuppen, daß sie in dem Bindegewebe zu suchen seien, das die Rinnen oder Kanäle der Knochenschuppen ausfüllt. Sie treten zum Teil von unten herauf in die Löcher und verlaufen in den Rinnen nach der Peripherie als dünne, aus Primitivfasern bestehende Stränge. Wo und wie sie enden, hat LEYDIG nicht gesehen, doch hält er für denkbar, daß sie mit Hautsinnesorganen teilweise in Beziehung stehen. Zur Untersuchung eignen sich nach diesem Autor isolierte Schuppen, die man aus der Haut eines in Kalilauge mehrere Stunden aufbewahrten Tieres genommen hat.

### 5. Sinnesorgane.

Entdeckt wurden die Hautsinnesorgane der Blindschleichen von LEYDIG (1868, p. 84—86, tab. 3 fig. 21 u. 22); er konnte sie am Kopf vornehmlich an den Lippen gehäuft und fast auf jeder Schuppe des Körpers, wenn auch etwas kleiner, zu mehreren nachweisen. In der Flächenansicht erschienen sie als helle, rundlich abgegrenzte Räume der Oberhaut, bei genauerer Untersuchung aber boten sie sich LEYDIG als pokalförmige Gebilde dar, deren Spitze gegen die Lederhaut, deren Basis gegen die „Cuticula“ gerichtet war, die

über sie hinweg zu ziehen schien. Feine Schnitte, mit dem Rasiermesser von den Lippen des lebenden Tieres abgetragen, ließen erkennen, daß im Grund des becherförmigen Hohlraumes ein äußerst blasser, länglich runder Innenkörper ruhte, der an der Wurzel eine Art von kurzem Stiel und nach Essigsäurezusatz eine Menge kleiner Kerne zeigte. Der Stiel hängt nach LEYDIG sehr wahrscheinlich mit Nerven zusammen, die den in den Lippen ausgebreiteten Geflechten angehören. Später (1872, p. 100) macht LEYDIG darauf aufmerksam, daß die Verbreitung der Organe am leichtesten bei reifen Embryonen festzustellen ist. Der eigentümliche Geruch, den frisch zergliederte Blindschleichen (und Eidechsen) verbreiten, scheint unserem Autor von den becherförmigen Organen auszugehen, was ihm dadurch höchst wahrscheinlich geworden ist, weil frisch abgekochte Blindschleichen zunächst nichts von dem Geruch verspüren lassen, dagegen sich sofort der erwähnte Geruch wahrnehmen läßt, wenn man die Epidermis abreibt.

MERKEL (1880, p. 112, tab. 9 fig. 8 u. 9) findet die Verteilung der Organe, wie LEYDIG es schildert, den Bau aber ganz anders. An Osmiumsäurepräparaten kennzeichnen sich die Organe durch kreisförmige dunkelgefärbte Stellen, die fast stets an einer Seite heller und weniger scharf begrenzt erscheinen als an der anderen und mit kleinen ringartigen Figuren erfüllt sind, die sich an Objekten, die mit MÜLLER'scher Flüssigkeit behandelt werden, als kleinkernige Zellen erweisen. Durchschnitte ergaben statt der von LEYDIG angenommenen Knospen breite, mit Tastzellengruppen ausgestattete Cutispapillen, in die Nerven eintreten. Das Epithel über den Nervenpapillen ist derart modifiziert, daß an Stelle der großen fetthaltigen Zellen (unserer keratohyalinhaltigen Zellen), welche die äußeren Lagen der Epidermis sonst einnehmen, bis dicht unter die Hornschicht hin, helle kleine Zellen sich erstrecken. Die Hornschicht bleibt im Gegensatz zur Umgebung weicher und wird dunkel, fast schwarz (vom Osmium) gefärbt und zeigt ferner eine sehr ausgesprochene blätterige Struktur. Unterhalb des Tastflecks ist die Cutis pigmentlos.

MAURER (1892, p. 743 u. 1895, p. 223, tab. 8 fig. 3) hat die in Rede stehenden Organe bei Embryonen, welche bereits deutliche Schuppen besaßen, und bei Erwachsenen untersucht. Jede Rumpfschuppe der Embryonen zeigte in der Mitte einen weißlichen Punkt, der sich auf Schnitten als Differenzierung des Epithels erwies. Die basalen Cylinderzellen und die darüber gelegenen abgeplatteten Elemente zeichnen sich durch dichteres Zusammenliegen und fein-

körnigen Inhalt der Zellkörper aus und stellen eine lokale Wucherung dar, die sich von der Umgebung scharf absetzt und dunkler als diese färbt. Die Kerne dieser Zellen sind kuglig. Die seitlich angrenzenden Zellen sind vielfach langgestreckte Spindeln. Unter dieser Stelle verläuft die Grenzmembran der Epidermis glatt hinweg. Zu dem Gebilde hin sieht man eine markhaltige Nervenfaserverlaufen; feine Fasern, die man wohl für Nervenfasern halten muß, durchbohren die Grenzmembran. Gegen die Oberfläche des Epithels hin schließen sich dem beschriebenen Zellenkomplex fünf und mehr Lagen verhornter Epidermiszellen an, die wie Uherschalen mit der Konvexität nach der Außenseite hin übereinander geschichtet sind und eine beulenförmige Vorwölbung auf der Oberfläche der Schuppe erzeugen. Von Tastzellen in der Cutis war nichts nachweisbar; MAURER betont daher, daß das Organ auf diesem Zustand rein epidermoidal sei. — Bei der ausgebildeten Blindschleiche erscheint an Stelle der Hervorwölbung auf der Schuppenoberfläche ein heller Fleck, herrührend von einer kreisförmigen Unterbrechung des Stratum pigmentosum der Lederhaut. Das Organ sitzt nicht mehr in der Epidermis, vielmehr hat sich an seiner Stelle eine kleine, fingerförmige Coriumpapille gebildet, die bis zum Stratum corneum emporreicht. In ihrem Inneren befindet sich neben äußerst spärlichem Bindegewebe eine Säule übereinander gelegener, horizontal angeordneter Zellen, zu welchem ein Nerv verläuft. Überzogen wird die Papille von Epidermiszellen, die an der Basis der Papille cylindrische, an der Spitze kubische Form besitzen und kleine Elemente darstellen. Das Stratum corneum zieht glatt darüber hinweg. MAURER findet das Organ auf diesem Stadium dem einer Kopfschuppe von *Coronella laevis* entsprechend und ist der Ansicht, daß die Elemente der Zellsäule sich aus der Epidermis abgelöst haben, keine Neubildung sind. Er stützt diese Meinung darauf, daß in der Epidermis des Erwachsenen kein Zellenkomplex besteht, der auf den embryonalen Wucherungsbezirk bezogen werden könnte, ferner auf analoge Verhältnisse bei Amphibien.

Was die Verteilung der Sinnesorgane angeht, so finde ich, wie es auch MAURER abbildet (1895, fig. 10, p. 223), auf jeder Rumpfschuppe nur eines. Die Organe sind manchmal beim Erwachsenen sehr schwer zu sehen, indessen trifft man Individuen, bei denen sie sich schon unter dem Binokularmikroskop erkennen lassen. Ein solches Exemplar bot mir Gelegenheit, die Anordnung der Hautsinnesorgane am Kopf etwas genauer zu verfolgen. Wie schon



LEYDIG hervorhebt (s. o.) und auch für andere Formen festgestellt ist (vgl. *Voeltzkowia*, W. J. SCHMIDT, 1910, p. 682, Textfig. Y), tritt an den Lippen eine Häufung der Sinnesorgane ein. Textfig. R stellt die Schnauzenspitze der Blindschleiche von vorn gesehen dar. Die Ober- und Unterlippe einsäumenden Schuppen tragen jede 5—9 Sinnesorgane; einzig das sehr kleine mittlere Schildchen im Unterkiefer trägt bei seiner geringen Größe nur 3 Organe. Die Sinnesorgane stehen immer dem freien Rand der Schuppen genähert und sind annähernd in eine Linie geordnet, die jenem parallel läuft. Schon in den an die Lippenschilder anstoßenden Schuppen macht sich eine Abnahme der Zahl der Sinnesorgane deutlich bemerkbar, und auf der Oberseite des Kopfes finde ich Frontale und Interparietale überhaupt ohne Sinnesorgane, auf dem Parietalschild nur 1—2.

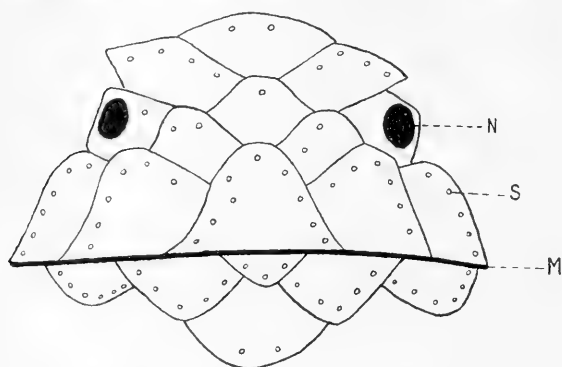


Fig. R.

*Anguis*. Schnauzenspitze,  
von vorn gesehen.

Vergrößert.

Anordnung der  
Sinnesorgane (S).

N Nasenlöcher.

M Mundspalte.

Der Bau der Organe ist bei älteren Embryonen mit unverknöchertem Cutis und weicher Epidermis sehr viel leichter zu studieren als beim Erwachsenen, wegen der Schwierigkeit, hier hinreichend dünne Schnitte zu erhalten; daher schicke ich die Befunde bei einem Embryo von 8 cm voraus, also einem Stadium, das dem von MAURER untersuchten, kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden, ähnelt. Wie an anderer Stelle auseinandergesetzt (s. S. 22), besteht die Epidermis auf diesem Entwicklungszustand aus den basalen Cylinderzellen und den abgeplatteten Zellen des Stratum Malpighii, aus der ersten Epidermisgeneration, die von dem ersten Oberhäutchen bedeckt ist, und dem fötalen Stratum corneum. Wir untersuchen zunächst die Organe der Rumpfschuppen. Wie MAURER beschreibt, so finde auch ich in den basalen Cylinderzellen (*bZ*, Fig. 31, Taf. 2) des Stratum Malpighii an der Stelle der Sinnesorgane eine aus 2—4 Zellen im Schnitt bestehende Zellengruppe (*Sz*), die weniger

durch ihre Form als durch ihre Färbung sich von der Umgebung absetzt. Diese Zellen sind manchmal, aber nicht immer schmaler als die benachbarten Cylinderzellen, haben gewöhnlich rundliche Kerne und färben sich genau so wie die polygonalen Zellen (*pZ*) des Stratum Malpighii, so daß man etwa den Eindruck gewinnen könnte, als ob ein Durchbruch der abgeplatteten Zellen gegen die Cutis hin erfolgt sei. Gleich den übrigen basalen Zellen schließen die erwähnten differenzierten Elemente gegen die Cutis geradlinig ab, und ununterbrochen zieht die hier sehr schwach ausgebildete kollagene Grenzlamelle unter ihnen her. Irgendwelche Differenzierungen in der Cutis, die zu der epithelialen Bildung in Bezug ständen, habe ich an den Rumpfschuppen nicht feststellen können. Dabei muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß die Sinnesorgane in der Schuppe dort liegen, wo die Cutis auf eine außerordentlich dünne Bindegewebslamelle (*B*) zwischen den beiden Epithelblättern der Ober- und Unterseite (*Ep*) der Schuppe beschränkt ist, und daß hier eine solche Differenzierung, wie wir sie in der Cutis der Kopfschuppen kennen lernen werden, einen sehr geringen Raum zur Entfaltung haben würde. Die über den basalen Cylinderzellen (*Sz*) des Sinnesorgans gelegenen polygonalen Zellen unterscheiden sich durch nichts von den übrigen Zellen der gleichen Schicht; sie sind durch punktförmige Brücken abgegrenzt. Nunmehr folgen die von MAURER erwähnten uhrglasförmigen Zellen. Sie entsprechen den Zellen der ersten Hornschicht, sind aber, wie es MERKEL beim erwachsenen Tier feststellte, viel schwächer verhornt. Sie heben sich daher bei Eisenhämatoxylinfärbung durch ihre geringe Tinktion auffällig von der stark geschwärzten Umgebung ab. Fig. 32, Taf. 2 gibt den oberen Teil eines Sinnesorgans einer Rumpfschuppe bei stärkerer Vergrößerung wieder. Ganz unvermittelt tritt die Veränderung in der Hornschicht (*H*) ein. Während die Hornschicht im übrigen aus etwa 4 Zellenlagen besteht, lassen sich im Sinnesorgan 2—3mal so viel übereinanderliegende Zellen erkennen. Sie sind stärker abgeplattet als diejenigen der normalen Hornschicht und besitzen ein viel dünneres und schwächer färbbares, verhorntes Exoplasma. Da die Zellen der Hornschicht sich mit ihren dünnen Rändern übereinander schieben, grenzt sich der ganze schwächer gefärbte Zellenbezirk beiderseits durch eine Zickzacklinie ab. Nach außen springt er über die Fläche der Epidermis kuppelig vor, überzogen von dem Oberhäutchen (*O*), das sich über der Vorwölbung etwas verdünnt. Dann folgt noch das fötale Stratum

corneum (*fH*), das keine Veränderung im Bereich des Sinnesorgans aufweist.

Die Sinnesorgane am Kopf des Embryos (Fig. 33, Taf. 2) zeigen in ihrem oberen Teil keine Abweichung von denen des Rumpfes. Dagegen tritt mehr oder minder ausgeprägt in der Cutis eine Papille auf, die zu dem basalen Teil des Organs in Beziehung steht. Im einfachsten Falle beobachtet man unter den dunkleren, differenzierten basalen Cylinderzellen (*bZ*) eine flache Vorwölbung der Cutis, die von einer Gruppe von Zellen (*T*) erfüllt ist, deren Grenzen sich nicht feststellen ließen (Fig. 34, Taf. 2). Wenn diese Vorwölbung besser ausgebildet ist (Fig. 35, Taf. 2), enthält sie zahlreichere Kerne (*T*) und gewinnt mehr das Aussehen einer breiten Papille. In einem Falle (Fig. 36, Taf. 2) sah ich eine größere Anzahl von Kernen (*T*), die sich insofern voneinander unterschieden, als die in der Spitze der Papille gelegenen mehr rundlich, die tieferen dagegen parallel zur Fläche der Haut abgeplattet waren. Der ganze Kernhaufen erfüllt eine kurze, in die Epidermis hineinragende Papille und schließt gegen die Cutis mit flach konvexer Begrenzung ab. Das Bild erinnert sehr stark an die entsprechenden Verhältnisse in der Abbildung MERKEL's (s. o.), der die in Rede stehenden Zellen als Gruppen von Tastzellen gedeutet hat. Noch stärker fingerförmig ausgebildet ist die Papille in Fig. 33, Taf. 2. Sie ist dicht von großen, kräftig gefärbten Kernen erfüllt, deren untere wie im letzten Falle abgeplattet sind. Eine der differenzierten basalen Epidermiszellen deckt die Spitze der Papille, die benachbarten begleiten ein Stück weit die Seiten der Papille. Da diese Zellen und die Papillenbildung am deutlichsten dort hervortritt, wo die subepidermoidale Schicht mächtig entwickelt ist, muß ich es unentschieden lassen, ob nicht auch in den Rumpfschuppen des gleichen Stadiums in der Cutis gelegene Elemente vorhanden sind, die den Tastzellen entsprechen. Obwohl es mir, wie schon gesagt, bei der geringen Entwicklung des Bindegewebes dort nicht gelang, sie nachzuweisen, ist es doch sehr unwahrscheinlich, daß die Sinnesorgane am Rumpf anders gebaut sind als am Kopf oder in der Entwicklung hinter ihnen zurückbleiben. Auch kehrt bei anderen Formen die bessere Ausprägung der Papille an den Organen der Kieferschilder gegenüber denen des Rumpfes in gleicher Weise wieder, so bei *Tarentola* nach TODARO (1878), bei *Uroplatus* nach W. J. SCHMIDT (1913).

Leider war es mir nicht möglich, etwas frühere embryonale

Stadien zu erhalten; bei den mir zur Verfügung stehenden jüngeren Embryonen ist von den Hautsinnesorganen noch nichts zu sehen. Ich konnte daher den Ursprung der Tastzellen nicht direkt beobachten, sondern bin wie MAURER auf eine Deutung des vorliegenden Stadiums beschränkt. Wie aus den Abbildungen Fig. 34—36, Taf. 2 hervorgeht, bestehen wenigstens beim Embryo die Differenzierung der basalen Cylinderzellen (*Sz*) und die in der Cutis gelegenen Gruppen von Tastzellen (*T*) gleichzeitig nebeneinander. Auch bei erwachsenen Formen (Geckoniden, *Uroplatus*) bleiben Differenzierung der basalen Epithelzellen und Tastzellengruppe nebeneinander bestehen; wie es bei der erwachsenen Blindschleiche steht, werden wir noch zu untersuchen haben. Die Beschaffenheit der kollagenen Grenzlamelle an der Papille ist auf diesem Stadium sehr schwer zu erkennen; es schien mir aber immer, als wenn sie unverändert bestehen blieb, was nicht für ein Auswandern von epithelialen Elementen sprechen würde. Aus dem histologischen Verhalten der Zellen läßt sich kaum etwas über ihren Ursprung entnehmen. Die Tastzellenkerne färben sich sehr stark und ähneln dadurch denen der differenzierten basalen Epidermiszellen; andererseits nähern sie sich aber auch den Bindegewebskernen, von denen sie sich nicht sicher unterscheiden lassen, so daß man manchmal im Zweifel bleibt, wo man die der Cutispapille zugehörige Kerngruppe nach unten abzugrenzen hat.

Von der erwachsenen Blindschleiche habe ich nur die Organe der Kieferschilder im Zustand kurz nach der Häutung untersucht. Der ganze Kopf der Blindschleiche wurde mit Alkohol-Sublimat fixiert, dann die Haut von den Kiefern abgetragen, in Celloidinparaffin eingebettet, geschnitten und mit Eisenhämatoxylin-Eosin, bzw. Thionin-Eosin gefärbt. Da der epitheliale Anteil der Organe weniger reich ausgestaltet ist, sind sie schwerer auf den Schnitten zu finden als beim Embryo. In der Cutis liegt eine rundliche Gruppe von Tastzellen (*T*, Textfig. 8), die gegen ihre Umgebung nur schwach abgesetzt ist. So ausgeprägte Cutispapillen wie beim Embryo habe ich beim Erwachsenen nicht gesehen, vielmehr nimmt die Tastzellengruppe eine ganz flache Papille ein, welche die Epidermis nur wenig vortreibt; manchmal schließt die Epidermis über den Tastzellen geradlinig ab oder drängt gar ein wenig gegen die Cutis vor. Gewöhnlich zeichnet sich die Gruppe der Tastzellenkerne nur durch ihre Zusammenlagerung von den Kernen des umgebenden subepidermoidalen Bindegewebes aus, und der Leib der zugehörigen Zellen läßt sich meist nicht sicher von dem netzigen

Bindegewebe abgrenzen (Textfig. S). In einigen Fällen aber (*T*, Fig. 37 u. 38. Taf. 2) konnte ich feststellen, daß die Tastzellen im Gegensatz zu den Zellen der Subepidermis ziemlich plasmareiche, polygonale Elemente sind, was für ihren epithelialen Ursprung sprechen würde. Sie schrumpfen anscheinend sehr leicht, und dadurch dürften die größeren Lücken entstehen, denen man oft in der Papille begegnet. Auch die verschiedene Färbbarkeit der Kerne in der Tastzellengruppe dürfte auf Schrumpfung zurückzuführen sein, derart, daß die stärker gefärbten, oft den Lücken anliegenden Kerne

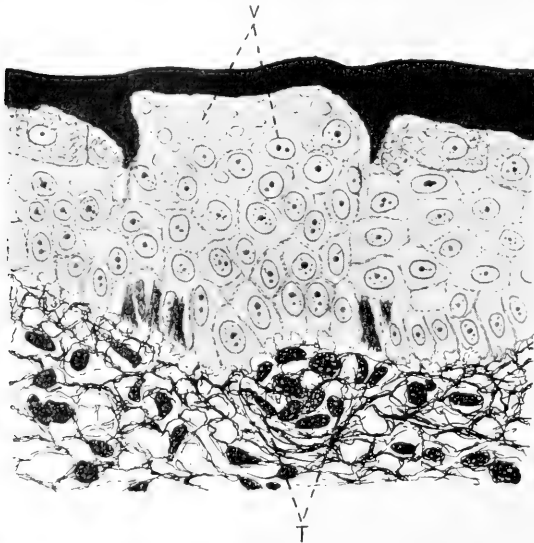


Fig. 8.

*Anguis*, erwachsen.Sinnesorgan vom  
Unterkiefer.

640:1.

*Sep* Subepidermis.*Kz* Tastzellengruppe.*bZ* basale Cylinderzellen.*pZ* abgeplattete Zellen  
des Stratum Malpighii.*Kz* Keratohyalinzellen.*V* die stark vacuolisierten Zellen im  
Sinnesorgan, die den  
Keratohyalinzellen  
entsprechen.*Sep*

durch Schrumpfung  
dichter und stärker  
tingierbar ge-

worden sind. Sind an der Stelle des Sinnesorgans reichlich Melanophoren entwickelt, so wird ihre Schicht durch die Tastzellengruppe eine kurze Strecke unterbrochen oder, was häufiger der Fall ist (Fig. 37, Taf. 2), etwas gegen die Cutis hin ausgebuchtet. Die Schicht der basalen Epidermiszellen ist in der Epidermis der Kiefer an ihrer unteren Fläche in Fortsätze ausgezogen, die sich mit den Fasern der Subepidermis zu einem unentwirrbaren Filz verflechten; in manchen der Zellen treten die Epithelfasern stark geschwärzt hervor (s. Textfig. S). Die über der Cutispapille gelegenen basalen Cylinderzellen unterscheiden sich nicht durch ihre Färbung von den benachbarten; nur neigen die am Rand der Papille gelegenen Elemente manchmal (Fig. 37, Taf. 2) mit ihren distalen Enden etwas nach den mittleren zu, so daß die zum Organ gehörigen Zellen der basalen Epithelschicht einigermaßen gegen die Umgebung abgesetzt

sind. Auch die abgeplatteten Zellen des Stratum Malpighii verhalten sich im Bereich der Sinnesorgane in der gleichen Weise wie sonst (Textfig. S, pZ). An Stelle der Keratohyalinzellen (Kz, Textfig. S) aber finden sich den abgeplatteten Elementen ähnliche im Sinnesorgan. Sie enthalten große Vacuolen im Plasma (V), die nach der Oberfläche der Haut zu an Zahl und Größe zunehmen und wahrscheinlich Körnchen enthielten, die wie in den Keratohyalinzellen gelöst sind. Obwohl das Sinnesorgan nicht oder nur wenig über die Fläche der Haut vorragt, erstrecken sich doch die letzterwähnten Zellen ziemlich weit in den unteren Teil der Hornschicht (H) hinein und erzeugen in ihr einen Ausschnitt, der um so deutlicher hervortritt, weil die Hornschicht ihrerseits im Umfang des Sinnesorgans in das Epithel hinein als zugespitzter Ring vorspringt. Die großen, uhrglasförmigen Zellen, die beim Embryo vorkommen, finden sich beim Erwachsenen nicht. An der Hornschicht (H) waren keine Einzelheiten zu erkennen; sie ist in Textfig. S nur in ihrem unteren Teil (lockere Hornschicht) dargestellt. In dem oberen Teil macht sich eine dem Umfang des Sinnesorganes entsprechende, an den Thioninpräparaten lebhaft gefärbte Stelle bemerkbar. Vergleicht man die Lage der Cutispapille und der zu dem Sinnesorgan gehörigen Differenzierungen in den oberen Epidermisschichten miteinander, so ergibt sich, wie auch MERKEL fand und bei anderen Formen (*Voeltzkowia*, W. J. SCHMIDT, 1910) festgestellt wurde, daß das ganze Organ gegen den freien Rand der Schuppe hin geneigt ist. Beim Embryo ist diese Stellung des Organs noch nicht vorhanden; sie hängt mit dem distal in der Schuppe gerichteten Wachstum der Epidermis zusammen. Untersucht man die Sinnesorgane der erwachsenen Blindschleiche am Totalpräparat in Aufsicht, so kann man feststellen, daß sie vom Oberhäutchen überzogen worden, das allerdings hier vielfach verletzt ist, wahrscheinlich, weil diese Stellen über die Fläche der Haut, wenn auch nur wenig, vorragen.

Den Zutritt von Nerven zu den Sinnesorganen nachzuweisen, ist mir weder bei Embryonen noch bei Erwachsenen gelungen; bei letzteren wandte ich vergebens Goldchlorid und Osmiumsäure an frischem Material an. Ich muß in bezug auf diesen Punkt auf die Angaben von MAURER und MERKEL (s. o.) verweisen.

## 6. Bemerkungen zur Schuppenentwicklung.

Eine zusammenhängende Darstellung der Schuppenentwicklung bei *Anguis* liegt nicht vor. Hinweise oder Abbildungen, die sich

auf embryonale Zustände der Haut beziehen, finden sich bei MAURER (1893 u. 1895), PRENANT (1904, p. 593) und KRAUSS (1906). KRAUSS (p. 331) untersuchte einen Embryo mit beginnender Schuppenbildung. In der Epidermis findet er basale Cylinderzellen, weiter nach außen rundliche und zu oberst abgeplattete Zellen. Die Cutis besteht aus embryonalem Bindegewebe mit rundlichen anastomosierenden Zellen in den oberen, aus mehr spindelförmigen Zellen mit spärlicher Fibrillenbildung in den unteren Lagen. Sie ist an vielen Stellen durch eine helle, feine Membran gegen die Epidermis abgesetzt, an anderen Stellen findet sich ein schmaler freier Raum, an wieder anderen aber „protoplasmatische Verbindungen zwischen beiden Schichten. In den beginnenden Schuppenanlagen zeigt der epitheliale Saum bucklige Erhöhungen und starke Verbreiterung durch Kernteilung der MALPIGHI'schen Zellen. Das Protoplasma der basalen Cylinderzellen soll durch ein schmales feinmaschiges, protoplasmatisches Netz mit der Cutis zusammenhängen. Die Maschenzüge enthalten nach KRAUSS vielfach rundliche, stark chromatinhaltige Kerne, welche nach den tieferen Partien der Cutis zu den Charakter von Bindegewebskernen annehmen, während in den protoplasmatischen Zügen sich Fibrillen entwickeln; in den tieferen Cutislagen beginnt die Bildung elastischer Fasern.

Ich untersuchte Embryonen von ca. 1,4, 2,4 und 4–5 cm Länge, vornehmlich das letzte Stadium mit eben beginnender Schuppenbildung, das wohl dem von KRAUSS entsprechen dürfte. In betreff älterer Stadien sei auf die Darstellung der Epidermis des Embryos von 7–8 cm verwiesen (vgl. S. 22).

Die Stadien von 1,4 und 2,4 cm Länge unterscheiden sich wenig in bezug auf den Entwicklungszustand der Haut. Das Epithel erreicht seine größte Dicke in der dorsalen Hälfte der Körperseiten; es ist hier 2–3schichtig. Mitten auf dem Rücken und noch mehr ventral verdünnt es sich und wird an der Bauchseite zu einem sehr platten einschichtigen Epithel, dessen Kerne den Rand der Zellen nach innen vorwölben. Unter dem Epithel befindet sich embryonales Bindegewebe, verästelte anastomosierende Zellen mit großen Kernen. Vielfach ist die Epidermis gegen die Cutis durch eine feine, mit Eosin sich anders als Plasma färbende Membran abgesetzt; es handelt sich, wie wir später sehen werden, um die kollagene Grenzlamelle. An manchen Stellen ist sie wenig deutlich; aber einen Übergang von Epidermis und Cutis durch eine protoplasmatische Zone habe ich nicht feststellen können. Bemerkenswert ist, daß an den Seiten

des Körpers schon eine dichtere Ansammlung der embryonalen Bindegewebszellen unter der Epidermis auftritt. Die Objekte waren mit Alkohol-Sublimat bzw. Eisessig-Sublimat fixiert und mit Eisen-hämatoxylin und Eosin kräftig gefärbt.

Die frühesten Schuppenanlagen sind am Totalpräparat schwer zu sehen, weil die geringfügigen Erhebungen nur bei bestimmter Beleuchtung und daher nur vereinzelt oder wenigstens nur zonenweise unter schwächerer Mikroskopvergrößerung sichtbar werden. Sehr hübsche Präparate liefert die SEMPER'sche Trockenmethode (Entwässern und Überführen in Xylol und Verdunstenlassen des letzteren), die vor allem unter dem Binokularmikroskop die sehr regelmäßig angeordneten winzigen Schuppenanlagen erkennen läßt. Die Schuppenanlagen finden sich nur auf dem Rumpf; dem Schwanz fehlen sie noch. Sie sind auf die dorsale Hälfte des Körpers beschränkt und treten in zwei Zonen auf, einer oberen, die 5—7 Längsreihen umfaßt, und einer unteren, die aus kleineren Anlagen besteht (den späteren Seitenschuppen des Körpers) und nur 2 Längsreihen darstellt (Textfig. T u. Ua). Alle Anlagen stellen ganz flache Erhebungen dar; diejenigen der oberen Schuppenbildungszone sind kreisförmig, die der unteren ganz wenig in der Querrichtung des Körpers zusammengedrückt.

Auf Transversalschnitten ergibt sich zunächst für die Epidermis folgendes. Sie ist auf der Bauchseite einschichtig; ihre Kerne sind parallel zur Fläche der Haut abgeplattet (Fig. 45, Taf. 3). Nach der unteren Schuppenbildungszone hin wird das Epithel allmählich mehrschichtig, indem zunächst zu äußerst noch eine Lage ganz platter Kerne auftritt, allmählich die basalen Kerne höher werden, mit ihrer größeren Achse senkrecht zur Fläche der Haut stehen und zwischen ihnen und der äußersten Lage mehr rundliche Übergangsformen auftreten (Textfig. Uc). Sehr auffällig ist die starke Wucherung des Epithels in den jungen Schuppenanlagen (Fig. 46, Taf. 3), die viel stärker ist als die Vorwölbung der Cutis und viel mehr als diese die Gegenwart der Schuppenanlage anzeigt. In den Schuppenanlagen ist das Epithel etwa vierschichtig. Mitotische Kernteilung findet sich nicht nur in den basalen Cylinderzellen, sondern auch in mittleren Zellen.

Die Epidermis ist gegen die Cutis überall durch eine dünne Membran, die kollagene Grenzlamelle (G, Fig. 45, Taf. 3), abgesetzt. Unter dem einschichtigen Epithel der Bauchseite folgt nach innen embryonales Bindegewebe vom gleichen Typus wie in den



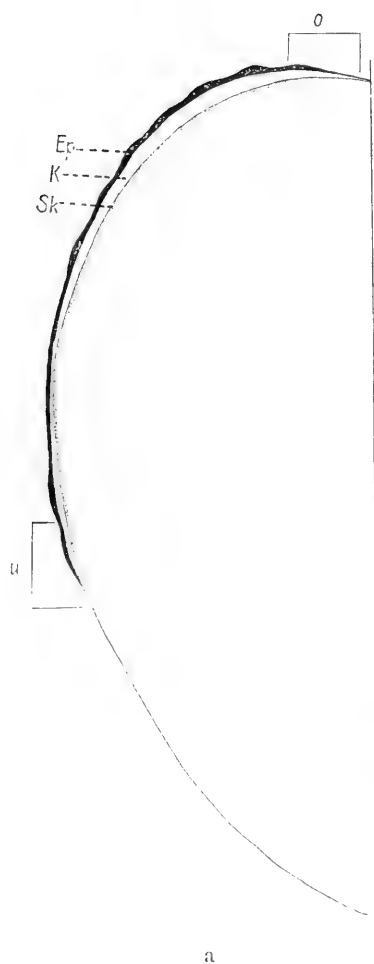


Fig. U.

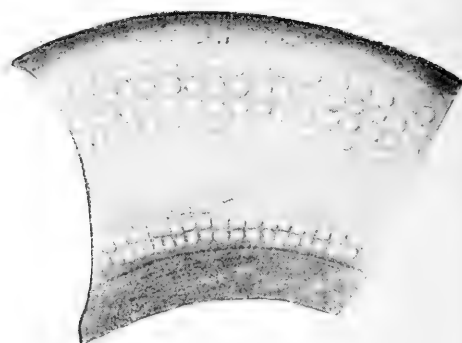


Fig. T.

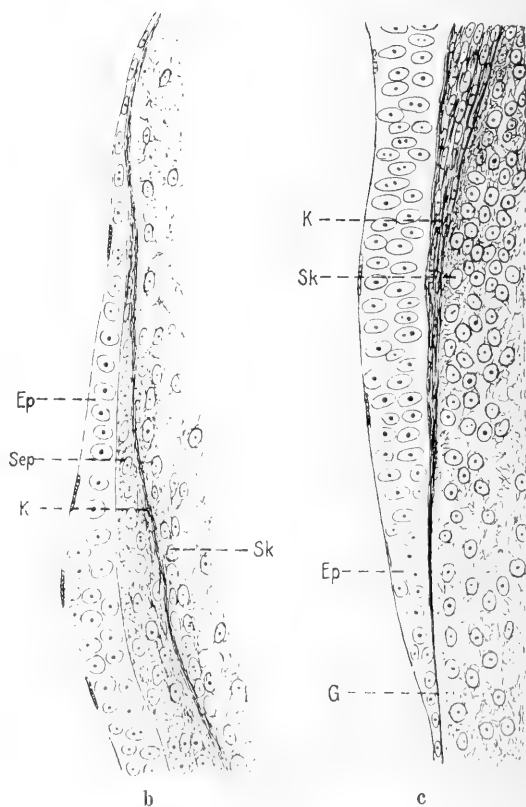


Fig. T. *Anguis*. Embryo von 4—5 cm. Hautstück von der dorsalen Hälfte des Körpers, nach der SEMPER'schen Trockenmethode behandelt: obere und untere Schuppenbildungszone. 34:1.

Fig. U. *Anguis*. Embryo von 4—5 cm. a Querschnitt durch den Rumpf zur Demonstration der Lage der Schuppenanlagen. 58:1. b entspricht der Lage nach dem in Fig. Ua mit o, c dem mit u bezeichneten Abschnitt. 450:1. *Ep* Epithel. *Sep* Subepidermis. *K* Cutis. *Sk* Subcutis. *G* kollagene Grenzlamelle.

jüngeren Stadien, verästelte, untereinander anastomosierende Zellen mit großem Kern; teilweise legen sie sich an die Epidermis mit breiter Fläche an (Fig. 45, Taf. 3). Unter den Schuppenanlagen ist dagegen schon eine Sonderung des embryonalen Bindegewebes in die verschiedenen Lagen der Cutis eingetreten (Fig. 46, Taf. 3). Zunächst der Epidermis liegt eine kernreiche Schicht, in der die einzelnen Zellen schwer voneinander abzugrenzen sind. Es ist die Zone, welche KRAUSS (s. o.) als protoplasmatisches Gebiet bezeichnet. Ich finde sie gegen die Epidermis durch die kollagene Grenzlamelle (*G*) immer scharf geschieden und betrachte das zwischen den Kernen gelegene zarte Maschenwerk nicht als rein protoplasmatisch, sondern als die Anlage der zarten kollagenen Fibrillen der Subepidermis. Auch dort, wo im straffen Corium (s. u.) kollagene Fibrillen auftreten, wird das Zellplasma undeutlich, was ja sehr gut verständlich ist, da nach Auffassung vieler Autoren die Bindegewebsfibrillen zunächst in den Zellen auftreten. Ich sehe somit in der beschriebenen Zone kein protoplasmatisches Grenzgebiet zwischen Epidermis und Cutis, sondern die Anlage der subepidermoidalen Schicht. Unter dieser liegt eine ziemlich schmale Zone, durch Bündel derberer Fibrillen charakterisiert, die im wesentlichen der Fläche der Haut parallel laufen; es ist die Anlage des straffen Coriums (*K*). An seiner Unterseite zeigen die Kerne des nunmehr folgenden lockeren embryonalen Bindegewebes eine dichtere Anordnung, in der man wohl die Anlage der Subcutis zu sehen hat (*Sk*).

Insofern ist zwischen den Schuppenanlagen der oberen (Textfig. Ub) und unteren (Textfig. Uc) Zone ein gewisser Unterschied, als bei den letzten die Sonderung von straffem Corium und Subepidermis nicht durchgeführt ist, sondern unmittelbar auf die Epidermis fibrillenreiches Bindegewebe folgt.

Verfolgt man die Fibrillen des straffen Coriums von der Schuppenbildungszone gegen das einschichtige Epithel hin, so stellt man fest (Textfig. Ub u. c), daß die Bindegewebsbündel immer näher aneinander und an das Epithel heranrücken und schließlich im Übergangsgebiet vom mehrschichtigen zum einschichtigen Epithel eine kräftige Lamelle bilden, die sich unter dem einschichtigen Epithel verdünnt und zur kollagenen Grenzlamelle (*G*) wird. Damit dürfte der wirklich kollagene Charakter der Grenzlamelle nachgewiesen sein; es handelt sich nicht um eine Bildung des Epithels, eine Basalmembran, sondern um ein Produkt des Bindegewebes. Dafür sprechen ja auch die Befunde beim Erwachsenen. Die um-

gekehrte Erklärung, daß die Fasern vom Epithel stammen und durch fortschreitende Bildung derselben gegen die Cutis vorgeschoben werden, ist nicht zulässig, da es sich nicht um eine zellenfreie Schicht handelt und ferner in den Schuppenanlagen (wenigstens den dorsalen) zunächst auf die Epidermis die von gröberen Fasern freie Subepidermis folgt.

### *Ophisaurus apus* (PALL.).

#### 1. Allgemeines.

Meine Untersuchungen an *Ophisaurus* (*Pseudopus*) *apus* beschränken sich auf Form, Struktur, Anordnung und Verbindung der Knochenschuppen. An Material standen mir ein in Alkohol konserviertes Exemplar von 90 cm Länge, ferner Hautstücke von Rücken und Bauch aus der Körpermitte eines anderen Exemplars und schließlich der macerierte Schädel eines dritten Tieres zur Verfügung.

Schon dem Entdecker des Scheltopusik, PALLAS (1801), war bekannt, daß die Haut dieser Eidechse mit mächtigen Knochenplatten gepanzert sei (zitiert nach LEYDIG, 1872, p. 16).

Genauer hat das Integument von *Ophisaurus* wohl zuerst KERBERT (1876) untersucht. Das Oberhäutchen der Epidermis zeigt nach ihm ähnliches Verhalten wie bei der Blindschleiche (p. 213, fig. 10, tab. 18). Die Entwicklung des Stratum lucidum konnte dieser Autor bei *Ophisaurus* besonders gut verfolgen (p. 218, fig. 16, tab. 19); auch sollen drei Epidermisgenerationen gleichzeitig übereinander vorkommen (p. 221, fig. 17, tab. 19). Die Hautknochen von *Ophisaurus* findet KERBERT (p. 225—226, fig. 9, tab. 18) wie bei *Anguis* in der lockeren Bindegewebsschicht der oberen Grenzschicht (= Subepidermis) gelegen. Die Knochenschuppen sind von Markkanälen durchbohrt, die zu zwei oder drei vorn an der Unterseite des Knochens beginnen, sich im Innern vielfach verzweigen und am hinteren Ende der oberen Fläche ausmünden, wo sie wie bei *Anguis* stellenweise überbrückte Rinnen bilden. Auf Quer- und Längsschnitten bieten sie sich als Löcher dar, die bisweilen zu größeren Markräumen zusammenschmelzen. Im Knochen kann man von einer Substantia spongiosa reden in der Mitte nach der oberen Fläche zu, während die Substantia dura mehr an der unteren Fläche sich befindet. Den verschiedenen Bau der Knochen von *Anguis* (s. S. 41) und *Ophisaurus* setzt KERBERT zur größeren Mächtigkeit der letzten in Beziehung. Überall fand

KERBERT deutliche Knochenzellen und -kanälchen, die letzten meist parallel mit der Längsrichtung des Knochens.

Dann hat sich noch OTTO (1908, p. 206) mit den Hautknochen von *Ophisaurus* beschäftigt. Er gibt (fig. 2, tab. 9) eine wenig detaillierte Abbildung einer Schuppe aus der Rückenmitte und erwähnt die wulstige Verdickung am Vorderrand der Schuppe und die von einer großen Anzahl von Markkanälen durchbrochenen, von der Schuppenmitte nach dem Rand ausstrahlenden Rinnen. Den kleinen Schüppchen der Seitenfalten, die teilweise ihre typische Gestalt verloren haben, entspricht wie auch sonst immer ein Knochenplättchen. Am Kopf findet OTTO sehr starke Cutisverknöcherungen, fest mit den Schädelknochen verwachsen, die auch hier in Form und Größe genau den überdeckenden Hornschildern entsprechen sollen (s. S. 90). Ober- und Unterlippenschilder sind unverknöchert.

Die Beschuppung von *Ophisaurus* ist sehr regelmäßig, indem die einzelnen Glieder der Schuppenwirtel, die den Körper umgreifen, sich zu Längsreihen anordnen, welche noch durch Schuppenkiele hervorgehoben werden, die sich in der Längsrichtung des Körpers zu erhabenen Linien aneinanderfügen. Am schwächsten auf der Bauchseite im Rumpfabschnitt kenntlich, sind die Kiele auf der Rückenseite des ganzen Tieres deutlich sichtbar und rufen durch ihre starke Ausprägung auf der Unterseite des Schwanzes mit den dazwischen liegenden vertieften Stellen eine Art von Längskannelierung hervor. Die Anordnungsverhältnisse der Schuppen werden genauer bei den Hautknochen erörtert werden (s. S. 81 f.). Etwa 2 cm hinter der Ohröffnung beginnt jederseits die tiefe Seitenfurche, deren aus kleinen Schuppen gebildete Haut im Gegensatz zum übrigen Integument schmiegsam ist.

Am Rumpf entfallen auf den Raum zwischen zwei Rippen, also auf ein Myomer, zwei Schuppenwirtel, ebenso am Schwanz.

Nach WERNER (1896, p. 136—137) besitzt *Ophisaurus apus* ebenso wie *O. koellikeri* kein Regenerationsvermögen des Schwanzes (wie denn auch der Schwanz bei beiden Arten nicht ohne bedeutende Gewaltanwendung abgebrochen oder ausgerissen werden kann), wohl dagegen die nahe verwandten Arten *Ophisaurus gracilis* und *O. ventralis*. Hier treten am regenerierten Schwanz statt der stark gekielten Wirtelschuppen glatte Cycloidschuppen auf, was WERNER als Rückschlag auf das ursprüngliche Schuppenkleid der Familie deutet

(vgl. S. 4). Das Gleiche gilt auch für eine fossile Form *Ophisaurus moguntinus* BTGR.

## 2. Formverhältnisse der Knochenschuppen.

Am Rumpf entspricht jeder Hornschuppe eine Knochenplatte. Die Knochenschuppen der Rückenseite (Fig. 62, Taf. 6) sind ungefähr so lang wie breit (ca. 5 mm), etwa vom Umriß eines schiefwinkligen Vierecks mit leicht gerundeten Ecken, nicht ganz eben, sondern in der Querrichtung des Körpers wenig gewölbt. Auf ihrer Oberseite setzt sich an der Wurzel eine glatte Gleitfläche von dem durch die Gefäßfurchen skulpturierten Teil ab. Außerdem ist die Schuppe an den Längsseiten zu „Anschlußflächen“ (s. u.) steil abgeschrägt. Von diesen ist nur die eine (in der Abbildung 62, Taf. 6, linke) von oben sichtbar; die andere liegt auf der Unterseite der Schuppe und geht der ersten parallel. Am besten orientieren über die Lage der beiden Anschlußflächen Querschnitte durch die Haut in Transversalrichtung des Körpers (Textfig. Wb u. c): die Schuppen verjüngen sich nicht wie bei der Blindschleiche nach den Seiten zu gleichmäßig von Ober- und Unterseite, sondern auf der einen Seite der Schuppe ist die Ober- auf der anderen die Unterseite abgeschrägt. Wie bei der Blindschleiche kann man an der Lage der Anschluß- und Gleitfläche die Herkunft einer Schuppe von der rechten oder linken Körperhälfte feststellen (vgl. S. 42): die von der Schuppenoberseite sichtbare Anschlußfläche liegt auf den linksseitigen Schuppen links, auf den rechtsseitigen rechts. Nur bei den Knochenschuppen der mittleren Längsreihe des Rückens, die trapezförmig sind, wobei die kürzere Parallelseite der Schuppenwurzel entspricht, liegen beide Anschlußflächen auf der Oberseite der Schuppe und sind daher nicht parallel (Textfig. Vb); bei den entsprechenden Schuppen der Bauchfläche befinden sich beide Anschlußflächen unterseits (Textfig. Vc).

Die Skulptur der Schuppenoberseite (Fig. 62, Taf. 6) wird durch Furchen hervorgerufen, die im allgemeinen von der Mitte radial zum Rand ziehen und sich dabei etwas verästeln. Zwischen den Furchen befinden sich hügelige Erhabenheiten, von denen eine als Grat in der Längsrichtung der Schuppe, als Kiel, besonders hervortritt (Textfig. Vc).

Die Unterseite der Knochenschuppe ist nicht eben, sondern am Vorder- und Hinterrand ist die erwähnte Transversalwölbung verstärkt, so daß die Schuppe in der Mitte am dicksten ist (vgl. Längsschnitte Textfig. Wa).

Im mittleren Teil der glatten Unterseite der Schuppe befinden sich 2–4 Öffnungen (in Fig. 63, Taf. 6 ganz dunkel gehalten), durch welche Blutgefäße und Nerven in den Knochen eintreten. An aufgehellten Schuppen (Fig. 63, Taf. 6) zeigt sich, daß entsprechend KERBERT's Angaben (s. o.) die von den Öffnungen ausgehenden Markkanäle nicht etwa wie bei *Anguis* die Dicke der Schuppe einfach durchsetzen, sondern im Innern des Knochens durch Verästelungen und Anastomosen ein Kanalnetz bilden. An der Schuppen-

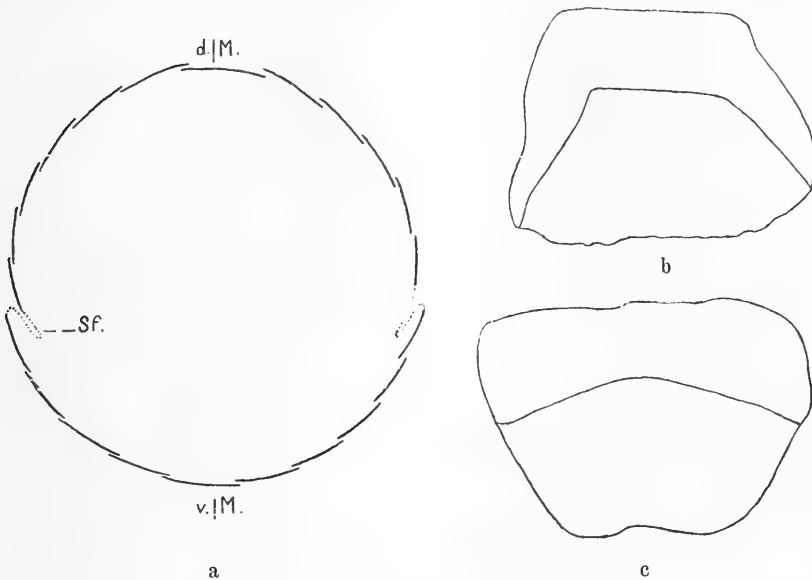


Fig. V. *Ophisaurus apus*.

a schematischer Querschnitt durch den Rumpf zur Demonstration der Schuppenanordnung. *dM* dorsale, *vM* ventrale Mittellinie. *Sf* Seitenfalte. b Knochenschuppe aus der mittleren Längsreihe des Rückens mit beiden Anschlußflächen auf der Oberseite. c Knochenschuppe aus der mittleren Längsreihe des Bauches mit beiden (nicht sichtbaren) Anschlußflächen auf der Unterseite. b u. c 9:1.

basis weitet es sich zu einem komplizierten System blind geschlossener Markräume aus; im übrigen Teil der Schuppe aber münden die Markkanäle mit zahlreichen kleinen Öffnungen im Grund der beschriebenen Furchen nach außen. Die Markräume stehen also nicht unmittelbar, sondern nur durch Vermittlung der Markkanäle mit der Oberfläche des Knochens in Verbindung. Die Mündungen der Markkanäle beschränken sich auf den skulpturierten Teil der Schuppe, lassen Gleit- und Anschlußflächen frei. Bisweilen begegnet man

kleinen Systemen von Kanälchen, die nicht mit dem großen System zusammenhängen (nahe dem distalen Schuppenrand in Fig. 63, Taf. 6); es sind Stellen, an denen Teile des gewöhnlich dem Knochen aufliegenden Capillarsystems in den Knochen eingebettet wurden. Außerdem beobachtet man regelmäßig an aufgehellten Schuppen im mittleren Teil eine faserige Strahlung, deren Bedeutung wir noch kennen lernen werden (s. S. 83).

Die Bauchschuppen stimmen mit denen der Rückenseite in ihrer Form wesentlich überein. Sie sind aber dünner als die dorsalen, am Hinterrand etwas ausgeschnitten, stärker gewölbt als jene, ja (besonders am Schwanz) winklig geknickt, was auf ihrer unteren und im Bereich der Gleitfläche durch eine Art von Fortsetzung des Kieles auch auf ihrer oberen Seite zum Ausdruck kommt. Die Oberseite ist weniger tief skulpturiert, der Kiel im Rumpfabschnitt undeutlich, oft gar nicht, im Schwanzabschnitt dagegen am stärksten von allen Körperstellen ausgeprägt. Entsprechend dem Verhalten der Rückenseite sind die Schuppen der medianen Längsreihe trapezförmig (Textfig. Vc). Aber hier entspricht die größere Parallelseite der Schuppenwurzel, und beide Anschlußflächen liegen auf der Unterseite. Diese Verschiedenheiten ergeben sich aus der Schuppenanordnung (s. S. 88). Die Ausbildung der Markräume und -kanäle ist bei den ventralen Schuppen wie dorsal.

Nach dem Schwanzende zu nehmen die Schuppen der Rücken- und Bauchseite an Größe bedeutend ab, die Markräume schwinden, und die Gleit- und Anschlußflächen werden undeutlicher.

Die Knochenschüppchen der Seitenfalten sind viel kleiner als die übrigen, von rundlichem Umriß, mit schwach entwickelter Gleitfläche, glatt und ohne Markräume. Ähnlich verhalten sich die kleinen Schüppchen, die sich vom Vorderende der Seitenfalte in deren Höhe bis zur Ohröffnung vorfinden, und die zum Teil winzigen Knochenplättchen, welche die Fußstummel der Hinterextremität bekleiden.

Die Cutisverknöcherungen am Kopf werden später (s. S. 89) abgehandelt. Unverknöchert sind von den Kopfschuppen die Mehrzahl der Schilder, welche die Lippen einsäumen und die Schüppchen in der Umgebung der Nasenöffnungen.

### 3. Feinerer Bau der Knochenschuppen.

Schon im ganzen aufgehellte Knochenschuppen lassen einige Eigentümlichkeiten ihres feineren Baues beobachten. Die Knochen-

körperchen stehen in Reihen, die dem Rand der Schuppe parallel laufen. Am Rande selbst und ebenso längs den Markkanälen ist eine auf Schichtung hinweisende Streifung vorhanden. An kleineren Verknöcherungen zeigen sich Andeutungen von faserigem Bau der Knochensubstanz.

Wie bei den Gerrhosauriden (W. J. SCHMIDT, 1912b) lassen sich auf Schliffen in Längs- und Querrichtung (Fig. 64 u. 65, Taf. 6) 3 Schichten an den Verknöcherungen unterscheiden. Die untere Schicht nimmt etwas mehr als die Hälfte der Gesamtdicke ein, wenigstens im mittleren Teil der Schuppe, und zeigt bei schwächeren Vergrößerungen eine abwechselnd helle und dunkle grobe Streifung, die bei stärkeren zurücktritt.

Untersucht man diese Schicht in polarisiertem Licht (u, Textfig. Xc), so zeigt sich eine viel feinere Streifung, die der lamellosen Schichtung des Knochens entspricht, wie wir sie in der unteren Lage bei den Hautverknöcherungen der Gerrhosauriden kennen lernten (W. J. SCHMIDT, 1912b); sehr zahlreiche dünne Lagen von gleicher Dicke folgen in horizontaler Schichtung übereinander. Entsprechend diesen Lagen sind die Knochenzellen parallel zur Fläche der Schuppe sehr stark abgeplattet; diejenigen benachbarter Lagen stehen durch zahlreiche, senkrecht zum Verlauf der Schichtung gerichtete gewellte Ausläufer miteinander in Verbindung (Fig. 66, Taf. 6).

Diese Schicht enthält die Fasern, die wir an der in toto aufgehellten Schuppe schon vermerkt haben (s. S. 82; Fig. 64—66, Taf. 6). Sowohl auf Quer- wie auf Längsschliffen steigen sie vom Rand der Schuppe zur Mitte hin geneigt auf in Übereinstimmung mit der eben erwähnten Flächenansicht. Die Fasern sind Bündelchen feinerer Fibrillen (Fig. 66, Taf. 6) und stellen zum Teil die wohlbekannten aufsteigenden Fasern in der Haut der Reptilien dar, die sich in den Knochen fortsetzen (s. *F*, Textfig. Xa, b), zum anderen Teil sind sie die Verbindungsfasern benachbarter Schuppen (s. S. 87). In die mittlere Lage treten sie nicht ein, sondern laufen der Grenze beider Schichten oft parallel, wie vor allem Schliffe in Querrichtung zeigen (Fig. 65 u. 67, Taf. 6). Besonders schön treten diese Fasern in polarisiertem Licht hervor (*F*, Textfig. Xc).

Die Markkanäle, welche die untere Schicht ungefähr senkrecht durchbohren, verästeln sich in der mittleren Schicht und geben dieser dadurch ihr charakteristisches Gepräge (Fig. 64, 65, 67, Taf. 6). In der mittleren Schicht liegen die Knochenkörperchen ziemlich



regellos. Nur um die Markkanäle und -räume herum ist homogener Knochen in zentrischen, durch scharfe „Kittlinien“ begrenzten Schichten gelagert. In polarisiertem Licht zeigen diese konzentrischen Knochenschichten das bekannte dunkle Kreuz der HAVERSschen Kanäle. Da diese Schichten dort, wo sie in die untere Lage eindringen, die aufsteigenden Fasern scharf abschneiden, müssen der Apposition der die Gefäße umscheidenden Knochenmassen Resorptionsvorgänge vorausgegangen sein (vgl. W. J. SCHMIDT, 1912b, p. 94). Die mittlere Lage ist die dünnste von allen.

In der oberen Schicht beginnt wieder eine schichtenweise Anordnung der Knochenzellen, ohne daß aber eine lamellöse Struktur des Knochens selbst bei polarisiertem Licht nachweisbar wäre. Die Schichtung macht sich vor allem in den Erhöhungen auf der Schuppenoberfläche (Fig. 64) und (auf dem Schliff in Querrichtung) in der Peripherie der Schuppe (Fig. 65, Taf. 6) bemerkbar. Abgesehen von der Schuppenwurzel, verdünnt sich nämlich die mittlere Schicht nach dem Rande der Schuppe hin bis zum Verschwinden, und die Schichten der oberen und unteren Lage des Hautknochens treffen hier in spitzem Winkel aufeinander und gehen ineinander über (Fig. 65, Taf. 6). Diese Vereinigungsstellen erzeugen in der Flächenansicht der aufgehellten Schuppe die erwähnte dem Rand parallel gehende Streifung. Die Vereinigung der oberen und unteren Schicht in der Peripherie der Schuppe ist oft wie von einem feinen Spalt durchsetzt, der durch die sehr schräg eindringenden aufsteigenden Fasern hervorgerufen wird (s. Textfig. Xc).

Schließlich beobachtete ich noch an verschiedenen Schliffen am Rand eine wellige Faserung (Textfig. Xc B<sub>1</sub>). Da hier, wie wir später sehen werden, Bindegewebsfasern eintreten (vgl. Textfig. X), ist diese Struktur wohl auf deren Gegenwart zurückzuführen (s. auch W. J. SCHMIDT, 1912b, p. 90; Textfig. H u. fig. 3, tab. 4).

#### 4. Deckung und Verbindung der Knochenschuppen.

Um die Schuppendeckung zu untersuchen, fertigte ich Sägeschnitte getrockneter Hautstücke in Längs- und Querrichtung des Körpers an. Für die Feststellung der Verbindung der Knochenplättchen untereinander eignen sich diese Präparate nicht, da die unverknöcherten Bestandteile stark schrumpfen; hierfür benutzte ich mit dem Rasiermesser hergestellte Schnitte entkalkter Hautstücke, die am besten ungefärbt in Glycerin eingeschlossen wurden.

An gefärbten in Balsam überführten Schnitten lassen sich die Bindegewebsfasern nicht so gut bis in den Knochen hinein verfolgen.

Sägeschnitte in longitudinaler Richtung (Textfig. Wa) zeigen zunächst einmal die Stellung der Schuppe gegen die Körperoberfläche. Die Schuppe ruht nur mit einem kleinen Abschnitt (*a b*) wagerecht der Unterlage auf. Er entspricht dem Bereich der Ausbuchtung vorn auf der Unterseite. Dagegen steigt der größere distale Abschnitt (*b c*) schräg nach hinten auf. Der Fläche *b c* annähernd parallel verläuft auf der Oberseite der Schuppe die Gleitfläche *a d*.

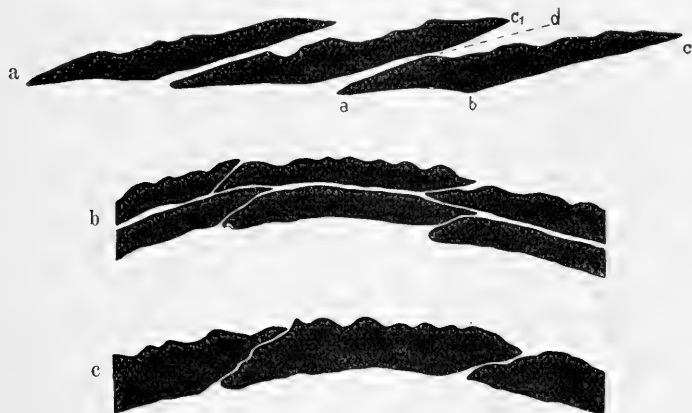


Fig. W. *Ophisaurus apus*.

a Längsschnitt durch drei Schuppenquerreihen vom Rücken bei ziemlich hoher Deckung. *a*, *b*, *c*, *c*<sub>1</sub>, *d* s. Text; b Transversalschnitt durch eine Schuppenquerreihe vom Rücken an der Stelle mit einfacher, c mit doppelter Schuppenlage. 10:1.

Das Maß der Schuppendeckung in longitudinaler Richtung kann sich innerhalb weiter Grenzen ändern, indem sich die deckende Schuppe mit ihrem distalen Abschnitt über die Gleitfläche der gedeckten verschiebt. Textfig. Wa stellt fast das Maximum der Schuppendeckung dar: das Ende der deckenden Schuppe (*c*<sub>1</sub>) ragt über das Ende der Gleitfläche der gedeckten (*d*) beträchtlich über. Im anderen Extrem liegen die Punkte *c*<sub>1</sub> und *d* übereinander. Gerade bei *Ophisaurus* läßt sich das Übereinandergleiten der Schuppen am ganzen Tier sehr gut verfolgen: bei einer Verbiegung (vor allem in seitlicher Richtung) erhöht sich die Schuppendeckung an der Seite der konkaven Krümmung, vermindert sich an der entgegengesetzten Seite.

Diese Gleitbewegung ist gesichert durch Bindegewebsfasern,

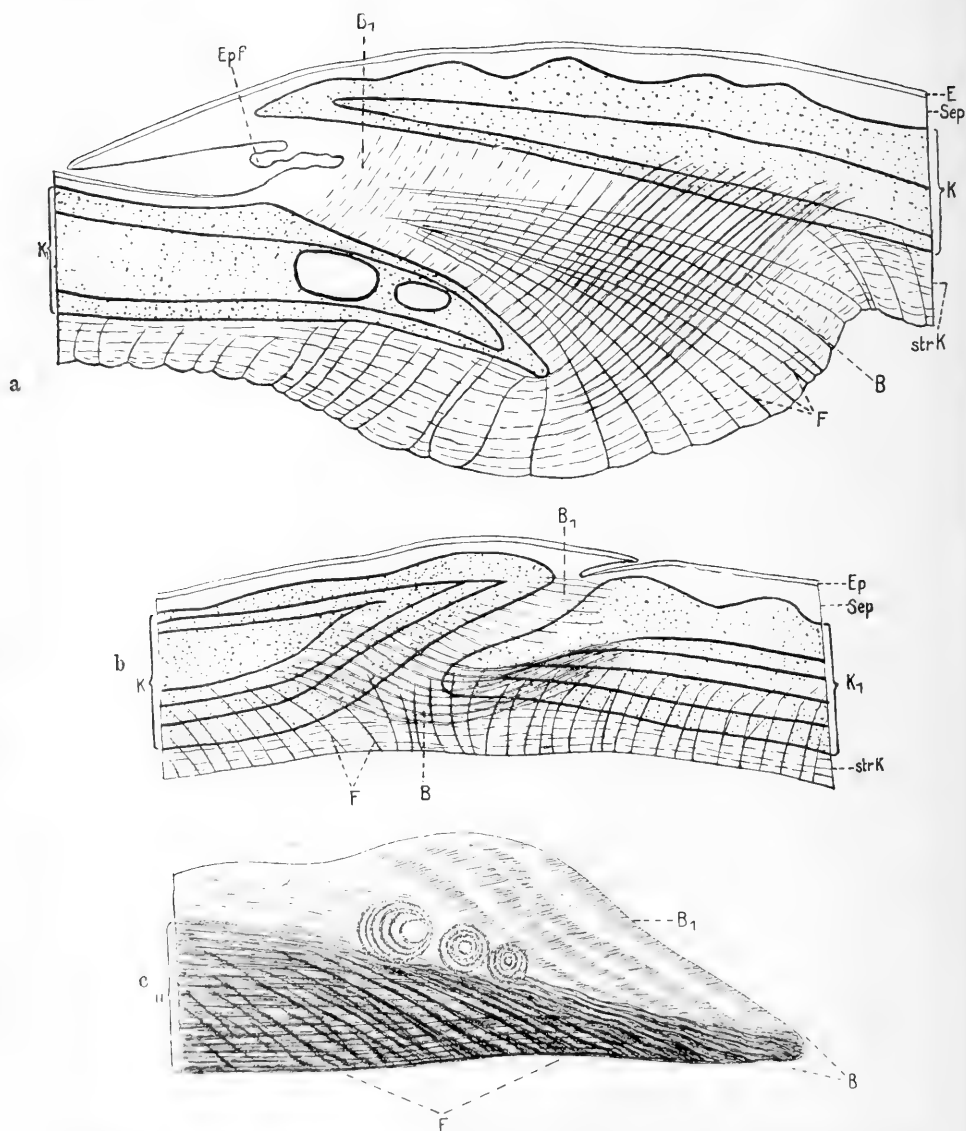


Fig. X. *Ophisaurus apus*. a Longitudinale Verbindung benachbarter Knochenschuppen. b Transversale Verbindung. 30:1. E Epidermis. Epf Epidermisfalte. Sep Subepidermis. K deckende, K<sub>1</sub> gedeckte Knochenschuppe. strK straffes Corium. B Verbindungsfasern der Knochenschuppen. B<sub>1</sub> feinere Verbindungsfasern. F aufsteigende Fasern. c Seitlicher Teil eines transversal geführten Querschnitts einer Rückenschuppe bei polarisiertem Licht. 58:1. u untere Schicht aus den elementaren Knochenlamellen. F aufsteigende Fasern. B Verbindungsfasern. B<sub>1</sub> die feineren Verbindungsfasern.

welche die Schuppen in longitudinaler Richtung beweglich vereinigen (Textfig. Xa). Ein Teil des straffen Coriums (*strK*) hat sich zu einer derberen Verbindungsplatte (*B*) entwickelt, die im Schnitt als Faserbündel erscheint, das einerseits in die Unterseite der deckenden Schuppe (*K*) eindringt, andererseits die Wurzel der gedeckten Schuppe (*K*<sub>1</sub>) umfaßt. Ein Eindringen der Fasern in den Knochen ist an letzter Stelle nicht so gut nachweisbar. Diese Bindegewebsplatte wird von den aufsteigenden Fasern (*F*) gleich dem straffen Corium im übrigen durchbohrt; sie neigen mit ihren Enden zusammen und schieben sich in den äußeren Teil des Spaltes zwischen deckender und gedeckter Knochenschuppe ein, der außerdem noch von zarten, von Knochen zu Knochen verlaufenden Fasern (*B*<sub>1</sub>) durchsetzt wird. Im Schuppenwinkel bildet das Epithel (*E*) eine Falte, die bei maximaler oder minimaler Deckung ausgeglichen wird (*Epf*). Die Abbildung zeigt die beiden Schuppen etwas mehr voneinander abgehoben, als es im Leben der Fall ist; dadurch tritt aber die Art der Verbindung besser hervor.

Sägeschnitte in der Querrichtung bieten ein wechselndes Bild je nach dem Deckungszustand der Schuppen in longitudinaler Richtung. Bei hohem Grad der Schuppendeckung (vgl. Textfig. Wa) müssen Querschnitte überall eine doppelte Schichtung der Knochenschuppen (Textfig. Wb) zeigen, in welcher Höhe sie auch geführt sein mögen; bei geringem Grad der Deckung dagegen wechseln Stellen mit einfacher und doppelter Knochenlage miteinander ab, und zwar besteht einfache Schichtung im mittleren (Textfig. Wc), doppelte im distalen und proximalen Teil der Schuppe.

Was die seitliche Deckung der Schuppen bei *Ophisaurus* angeht, so liegt ein Verhalten vor, das zwischen dem weiten seitlichen Übergreifen der Schuppen bei einer Schindelbeschuppung (etwa bei der Blindschleiche) und dem Aneinanderstoßen der Knochenplatten ohne seitliche Deckung (etwa wie bei *Gerrhosaurus*, vgl. W. J. SCHMIDT, 1912b) die Mitte hält. Die Schuppen schließen mit den erwähnten Anschlußflächen ziemlich fest aneinander (Textfig. Wb, c) und werden überdies noch durch Bindegewebsfasern zusammengehalten (Textfig. Xb). Ähnlich wie bei der longitudinalen Verbindung der Knochenschuppen differenziert sich ein Teil des straffen Coriums (*strK*, Textfig. Xb) als derbere Bandmasse (*B*) heraus, welche in den unteren Teil der benachbarten Knochenschuppen (*K*) eindringt und sie so fest zusammenhält. Auch über dem Band sind noch zarte Verbindungsfasern sichtbar (*B*<sub>1</sub>). Das Band wird

von den aufsteigenden Fasern ( $F$ ) durchsetzt. Diese treten im übrigen in den Knochen ein, was bei solcher Schnittrichtung gut festzustellen ist (Textfig. Xb).

Da die Anschlußflächen nicht ganz glatt sind, sondern oft auf dem Querschnitt hügelig gewellt und alsdann Erhöhungen und Vertiefungen benachbarter Schuppen entsprechend ineinander gefügt sind, so haften die Schuppen eines Wirtels sehr fest aneinander, und eine jede Schuppenquerreihe auf Rücken und Bauch verhält sich wie ein einheitliches, starres, ungegliedertes Stück des Hautpanzers.

Wie schon erwähnt, wechselt die Lage der Anschlußflächen, je nachdem eine Schuppe der rechten oder linken Körperhälfte angehört (s. S. 80). Textfig. Va (S. 81), ein Querschnittsumriß durch den mittleren Teil des Rumpfes von *Ophisaurus*, zeigt, wie dieses Verhalten dadurch zustande kommt, daß die mittlere Schuppenreihe dorsal von den Nachbarschuppen überdacht wird — daher die beiden Anschlußflächen auf der Oberseite —, während ventral das umgekehrte Verhalten vorhanden ist — daher die beiden Anschlußflächen auf der Unterseite. [Der seitliche Anschluß der Schuppen ist in der erwähnten Figur in vereinfachter Weise wiedergegeben, die Verknöcherungen der Seitenfalten wurden nicht berücksichtigt;  $dM$  und  $vM$  geben die Mittellinien von Rücken und Bauch an.] Die Zahl der longitudinalen Schuppenreihen beträgt nach BOULENGER (1885, p. 280) dorsal 12 oder 14, ventral 10; bei den beiden von mir untersuchten Exemplaren war sie 12 bzw. 10 in der Mitte des Körpers; im Schwanzabschnitt nimmt sie ab. Sieht man von den beiden (nicht genau) medianen Schuppenreihen ab, so bleibt für die Rückenseite 11, für die Bauchseite 9 Schuppenreihen übrig, die als ungerade Zahlen nur ungleich auf linke und rechte Seite verteilt werden können. So kommen in dem abgebildeten Querschnitt dorsal rechts 5, links 6 Schuppenreihen, ventral entsprechend 5 und 4 Schuppenreihen vor. Verfolgt man eine mittlere Schuppenreihe in longitudinaler Richtung auf dem Körper, so stellt man fest, daß sie nur auf eine größere Strecke hin die Wechselreihe der Deckung zwischen links und rechts darstellt, der Wechsel des Anschlusses weiterhin auf eine benachbarte Reihe übergeht, so daß nunmehr dorsal 5 Schuppenreihen links, 6 rechts, ventral 5 links, 4 rechts zu liegen kämen. Diese Verschiebung tritt auf dem Rücken in kürzeren Abständen ein als auf der Bauchseite und braucht dorsal und ventral nicht gleichmäßig zu erfolgen.

### 5. Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen.

Während am Rumpf immer die Knochenschuppe der überdeckenden Hornschuppe entspricht, liegen am Kopf verwickeltere Verhältnisse vor. Zunächst finden sich auf der Oberseite des Kopfes unter den Hornschuppen nicht vollkommen einheitliche Knochenschuppen, sondern die unter manchen Hornschuppen gelegenen Cutisverknöcherungen sind durch nahtartige Linien in mehrere Abschnitte zerteilt. Gerade wie bei der Blindschleiche (s. S. 46) entsprechen diese Linien zum Teil den Grenzen der daruntergelegenen Schädelknochen, so die durch das große Frontalschild verlaufende Längslinie und die in der gleichen Richtung ziehenden Linien in den Parietalschildern (die dem Außenrand des Parietale entsprechen), zum Teil aber sind es Grenzen von Knochenschuppen, die ehemals von mehreren Hornschuppen, jetzt durch einen Verschmelzungsprozeß derselben nur von einer Hornschuppe überdeckt werden, wie bei der Occipitalschuppe (Textfig. Ya).

Die Vereinigung der Hautknochen mit den von ihnen überdeckten Schädelknochen ist so fest, daß sie auch bei Kochen in Kalilauge, das den Schädel im übrigen in seine Bestandteile auseinanderfallen läßt, nicht gelockert wird. Querschliffe (Textfig. Yb) zeigen aber,

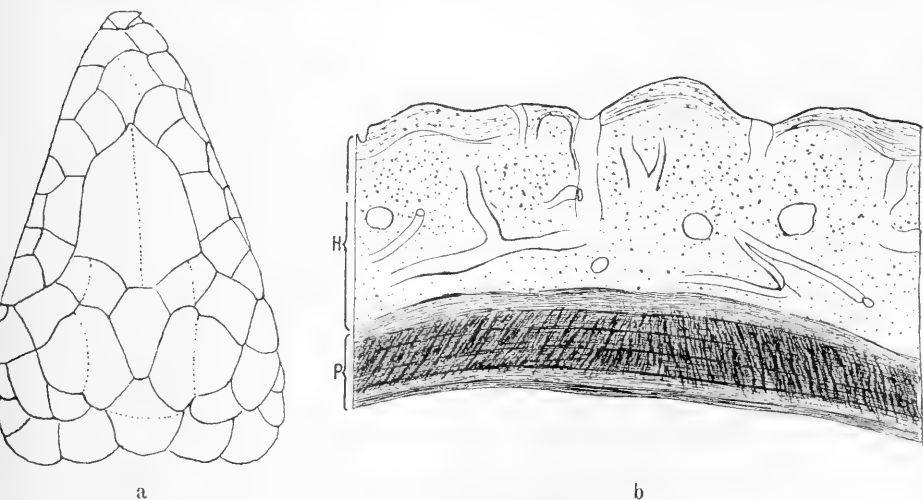
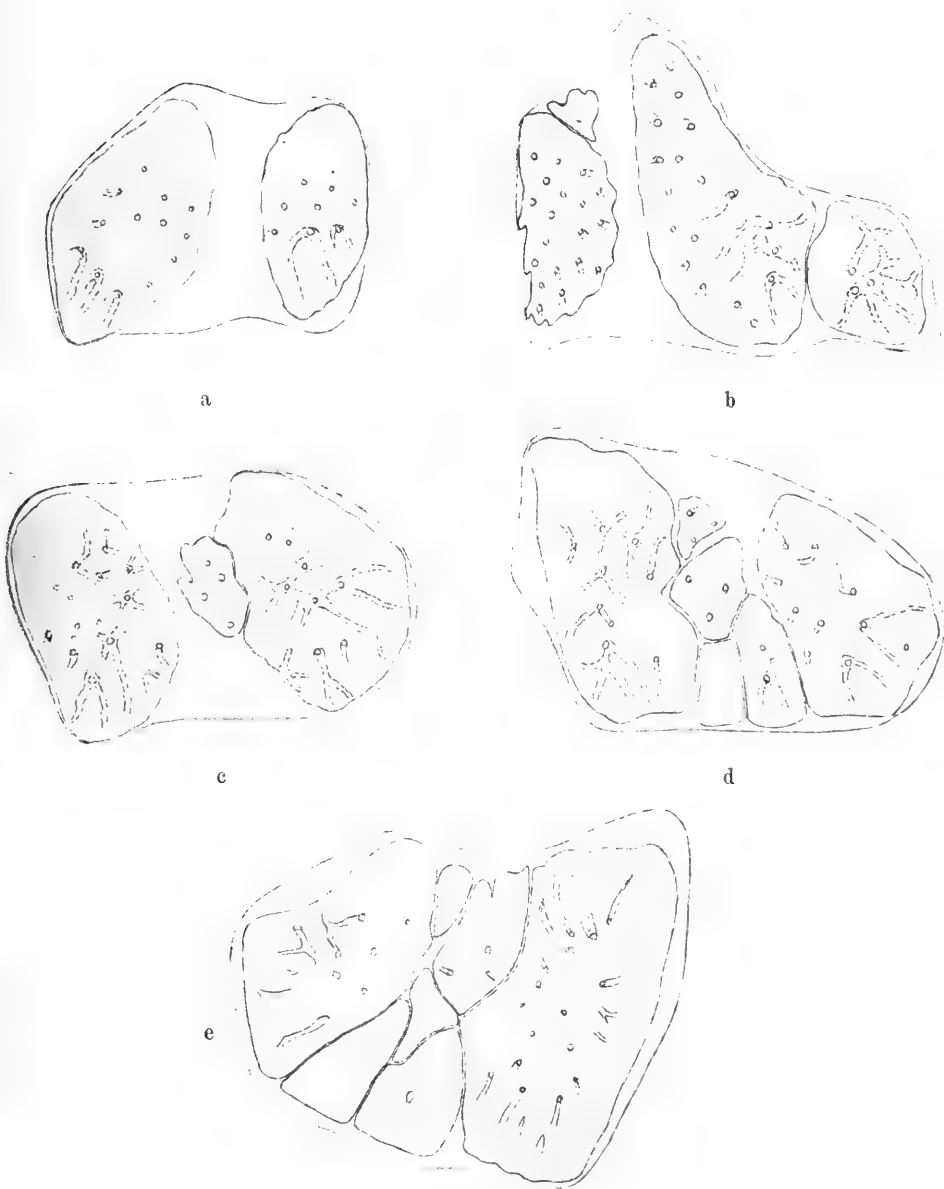


Fig. Y. *Ophisaurus apus*.

a Dorsalansicht des Kopfes nach Entfernung der Hornschuppen. ca. 1,7 : 1. b Schliff durch Parietale (P) und aufgelagerten Hautknochen (H) quer zur Längsachse des Schädels. 30 : 1.

daß Schädel- und Hautknochen deutlich gegeneinander abgegrenzt bleiben. Die Hautknochen sind hier in ihrer ganzen Dicke von den Markkanälen durchsetzt, so daß sich eine untere Schicht in der bei den Rumpfschuppen vorkommenden Ausbildung nicht unterscheiden läßt; dagegen ist die obere Schicht kenntlich. Die Dicke der Hautknochen übertrifft die Stärke der von ihnen bedeckten Schädelknochen stellenweise ums Doppelte (Textfig. Yb), so daß der Schädel eine ganz bedeutende Verfestigung durch sie erfährt. Die Grenzen der einzelnen Hautknochen, die den Hornschuppen entsprechen, konnte ich im Schliff nicht feststellen; sie sind als Rinnen auf der Knochenkruste sichtbar, finden aber keine Fortsetzung irgendwelcher Art im Inneren des Knochens. Dagegen setzt sich die Nahtlinie im Frontale durch den Hautknochen hindurch fort, wie denn auch die beiden Hälften des Frontale nicht durch die übergelagerten Hautknochen zusammengehalten wurden, sondern bei der erwähnten Macerationsweise auseinanderwichen.

Die für einige Hornschuppen der Oberseite des Kopfes gemachte, auf dem Verhalten der zugehörigen Knochenschuppen beruhende Annahme einer Verschmelzung läßt sich für die Submaxillarschilder auf der Unterseite des Kopfes viel überzeugender dartun. Da hier die Cutisverknöcherungen nicht am Schädel festgewachsen sind, so können die betreffenden Schuppen, von ihrer Unterlage gelöst, bequemer und genauer untersucht werden. Am einfachsten fand ich die Verhältnisse bei dem von mir untersuchten Exemplar an der ersten, linken Submaxillarschuppe (Textfig. Za). Unter dem Bereich der Hornschuppe liegen in ziemlicher Entfernung voneinander zwei rundliche Knochenplättchen, die in ihrer Form noch einigermaßen an die kleineren Knochenschuppen am Rumpf (Seitenfalte usw.) erinnern, wie diese ohne Markräume sind, dagegen Markkanäle besitzen, die im vorderen Teil die Knochenplättchen als einfache Löcher senkrecht durchsetzen, im hinteren dagegen als divergierende Furchen ausstrahlen. Würde man einem solchen Knochenplättchen isoliert begegnen, so könnte man es nur als Einzelschuppe ansprechen. Der Befund weist darauf hin, daß zwei Hornschuppen miteinander verschmolzen sind, die ursprünglich zu zwei Knochenschuppen gehörten. Die erste Submaxillarschuppe rechts (Textfig. Zb) weist drei größere, schon näher aneinander liegende, den eben geschilderten durchaus entsprechende Knochentäfelchen auf. An dem einen liegt noch ein sehr kleines Knochenstückchen dicht an, bei dessen Betrachtung man in Zweifel gerät, ob es als eine ursprünglich selbständige Knochen-

Fig. Z. *Ophisaurus apus*.

Submaxillarschuppen, die mehrere Hautknochen enthalten. a Erstes linkes Submaxillare. b Erstes rechtes Submaxillare. c Zweites rechtes Submaxillare. d Drittes rechtes Submaxillare. e Drittes linkes Submaxillare. 8:1.



schuppe oder als ein abgegliedertes Stück der größeren aufzufassen ist. Ähnlich verhält es sich bei der zweiten und dritten Submaxillarschuppe rechts (Textfig. Zc, d). Auch hier finden sich neben größeren Plättchen kleinere, die wohl kaum einer ehemaligen Einzelschuppe gleichzusetzen sind. Untersucht man schließlich das dritte linke Submaxillarschild (Textfig. Ze), so liegt ein Bild vor, das etwa an eine Mosaikschuppe erinnern würde, ein Komplex von Knochentäfelchen, der einer einzigen Hornschuppe entspricht; aber nach den vorhin beschriebenen Zuständen müßte man folgerichtig schließen, daß auch hier eine Verschmelzung von Hornschuppen vorliegt. Dabei bleibt allerdings der Charakter der kleineren Plättchen ungewiß.

Unverknöchert sind von den Kopfschuppen die Mehrzahl der Schilder, welche die Lippen umsäumen und die Schüppchen in der Umgebung der Nasenöffnungen.

### *Gerrhonotus liocephalus* WIEGM.

#### 1. Allgemeines.

*Gerrhonotus* schließt sich in seiner Beschuppung *Ophisaurus* an, ist auf Rücken- und Bauchseite mit viereckigen Schuppen bedeckt, die — abgesehen von denjenigen der Bauchseite in der Höhe der Extremitäten — sehr regelmäßig in rechtwinklig sich schneidende Längs- und Querreihen geordnet sind. Die Schuppen der mittleren Reihen des Rückens sind gekielt; die Kiele setzen sich zu Längsleisten zusammen, die bis in den Anfangsteil des Schwanzes zu verfolgen sind. Im übrigen ist das Integument glatt. Den Flanken des Körpers entlang vom Nacken bis zur Hinterextremität erstreckt sich eine breite Seitenfalte, die mit kleineren unregelmäßigen Körnerschüppchen bedeckt ist. Die Beschuppung am Kopf soll später in Betracht gezogen werden. Auf Außen- und Unterseite ähneln die Schuppen der Extremitäten denen des Rückens, auf der Innenseite und im Bereich der Gelenkhaut, ferner auf den Fußsohlen sind sie beträchtlich kleiner und nehmen die Gestalt von Körnerschuppen an.

Ähnlich wie bei *Ophisaurus* übergreifen sich die longitudinal hintereinander liegenden Schuppen dachziegelartig; seitlich dagegen ist der Grad der Deckung sehr gering, und zwar werden dorsal die Schuppen der mittleren Reihe von den beiderseits benachbarten am Rande etwas überdeckt, während ventral sie selbst

die benachbarten decken, was sich auch im Verhalten der Knochenschuppen ausspricht.

Unverknöchert sind die Haut der Seitenfalten, der Gelenkfalten der Gliedmaßen, der Fußsohle und Unterseite der Zehen, am Kopf die Umgebung der Nasenöffnungen und die Schüppchen am unteren Augenrand, das Rostrale und die ersten Supralabialien — die folgenden Supralabialia enthalten kleine, caudalwärts an Größe zunehmende Verknöcherungen —, schließlich das Mentale und die ersten Sublabialia. Im Vergleich zu *Ophisaurus* ist also das Verbreitungsgebiet der Verknöcherungen enger, was mit der früher bei den Gerrhosauriden (W. J. SCHMIDT, 1912b) festgestellten Regel übereinstimmt, daß bei den kleineren Vertretern einer Familie weniger umfassende Hautbezirke verknöchern als bei den größeren.

## 2. Knochenschuppen.

Die Knochenschuppen des Rückens von *Gerrhonotus liocephalus* (Fig. 68, Taf. 6) sind, abgesehen von den mittleren trapezförmigen „Wechselschuppen“ (s. bei *Ophisaurus* S. 88), leicht schiefwinklig vier-eckig, nicht eben, sondern in der Querrichtung des Körpers gewölbt und auf der Unterseite ausgehöhlt. An der Basis besitzen sie eine gut abgesetzte Gleitfläche. Wie bei *Ophisaurus* sind die Schuppenreihen gegeneinander verschiebbar (vgl. S. 85); nur im Bereich der Extremitäten auf der Bauchseite fehlt die Verschiebbarkeit der Schuppen dort, wo auch die regelmäßige Anordnung der Schuppen in Längs- und Querreihen gestört ist. Die Anschlußflächen verhalten sich wie bei *Ophisaurus*. Die Oberseite der Knochenschuppen ist ziemlich glatt, trägt bei den Schuppen der mittleren Reihen einen Kiel, der nicht den Seitenkanten der Schuppen, sondern der Längsrichtung des Körpers parallel läuft und daher wie bei *Gerrhosaurus* (W. J. SCHMIDT, 1912b) in den lateralen Schuppenreihen sich seitlich verschiebt, so daß er auf der linken Seite des Körpers schließlich in der rechten Ecke des Hinterrandes, auf der rechten in der linken mündet. Seitlich vom Kiel treten die Markkanäle aus, welche auf der Oberfläche in Furchen weitergeführt werden, die unter geringfügiger Verästelung nach dem Rande hin auseinanderstrahlen.

Aufgehellte Knochenschuppen zeigen im Innern ein reich verzweigtes Kanalsystem, das von wenigen, meist zwei oder drei Öffnungen auf der Unterseite der Schuppe ausgeht, distalwärts die Markkanäle

darstellt, proximalwärts sich zu dem vielmaschigen Markraumsystem ausweitete, das in breitem Zusammenhang mit den Kanälen steht (Fig. 69, Taf. 6).

Auf der Dorsalseite des Schwanzes sind die Knochenschuppen wenigstens im Anfangsteil länger, aber relativ schmaler als die des Rumpfes, am Hinterrand nicht quer abgestutzt, sondern mehr gerundet, kiellos, rauh auf der Oberseite und an den Seitenkanten ausgezackt. Im Besitz von Gleit- und Anschlußfläche und im Verhalten des Kanalsystems stimmen sie mit denen des Rückens überein. Sehr ähnlich sind die Schuppen auf der Ventralseite des Schwanzes. Es sei hier erwähnt, daß als eine Ausnahme unter den Anguiden bei *Gerrhonotus* nach WERNER (1896) auch der regenerierte Schwanz die Wirtelschuppen besitzt. Auch das mir vorliegende Exemplar hatte regenerierte Schwanzspitze, die noch sehr dünne, zackig umrandete, von einfachen Löchern durchbohrte Knochenplättchen enthielt.

Die Schuppen der Bauchseite unterscheiden sich von denen des Rückens durch größere Breite und Fehlen des Kiels. Entsprechend der größeren Breite finden sich auf der Unterseite zahlreichere Öffnungen der Markkanäle. Im übrigen weichen sie nicht von den dorsalen Rumpfschuppen ab.

Die Schuppen der Extremitäten sind sehr dünn; die Markräume fehlen ihnen.

### 3. Beziehungen zwischen Horn- und Knochenschuppen.

Wie bei *Anguis* und *Ophisaurus* entspricht auch bei *Gerrhonotus* am Rumpf immer eine Knochenschuppe der überdeckenden Hornschuppe. Am Kopf kehren die gleichen verwickelteren Verhältnisse wieder, deren wir bei den beiden anderen Formen ausführlicher gedacht haben. Es sei hier nur auf das Verhalten der großen Submaxillarschilder hingewiesen. Auch hier liegen unter einer Hornschuppe eine Anzahl von Knochenplättchen. Die größeren von ihnen erinnern noch ziemlich stark an die Knochentäfelchen des übrigen Körpers; die kleineren dagegen sind verschieden geformt und zeigen nur einfache, lochartige Gefäßdurchbohrungen. In ihrer Gesamtanordnung können die einer Hornschuppe angehörigen Knochenplättchen an Mosaikschuppen erinnern, obwohl die vorliegenden Schuppen mit echten Mosaikschuppen nichts zu tun haben, sondern wie in den analogen Fällen bei *Anguis* und *Ophisaurus* durch Verschmelzung mehrerer Hornschuppen entstanden sein dürften. Aber wie bei

Mosaikschuppen tritt auch hier, wo mehrere Verknöcherungspunkte auf den Bereich einer Hornschuppe (der verschmolzenen) entfallen, eine gegenseitige Beeinflussung der Form der Knochenplättchen bei ihrem Größerwerden auf.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BALLOWITZ, E., 1913, Über Erythrophoren besonderer Art in der Haut von Knochenfischen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 82, Abt. I, p. 206.
- BATELLI, A., 1880, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienhaut, *ibid.*, Vol. 17, p. 346.
- BLANCHARD, E., 1861, Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des Reptiles (Sauriens et Ophidiens), in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 15, p. 375.
- BOULENGER, G. A., 1885, Catalogue of the Lizards in the British Museum, 2 ed., Vol. 2, London.
- BRAUN, M., 1877, Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 4, p. 23.
- ERNST, P., 1896, Studien über normale Verhornung mit Hilfe der GRAM'schen Methode, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 47, p. 669.
- DEGNER, E., 1912, Über Bau und Funktion der Krusterchromatophoren. Eine histologisch-biologische Untersuchung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 102, p. 1.
- FICALBI, E., 1888, Ricerche istologiche sul tegumento dei serpenti, in: Atti Soc. Toscana Sc. nat., Vol. 9, p. 220.
- FRAISSE, P., 1885, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien, Cassel u. Berlin.
- HEIDENHAIN, M., 1911, Plasma und Zelle, I<sub>2</sub>, Jena.
- KELLER, R., 1895, Über den Farbenwechsel des Chamaeleons und einiger anderer Reptilien, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 61, p. 123.
- KERBERT, O., 1877, Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 13, p. 205.
- KRAUSS, F., 1906, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Crocodilen, *ibid.*, Vol. 67, p. 319.

- LEYDIG, F., 1857, Histologie, Frankfurt a. M.
- , 1868, Über Organe eines sechsten Sinnes, in: Nova Acta Leop. Akad. Naturf., Vol. 34.
- , 1872, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.
- , 1873, Über die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, p. 753.
- MERKEL, F., 1880, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere, Rostock.
- MAURER, F., 1892, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 18, p. 715.
- , 1895, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig.
- OTTO, H., 1908, Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44, p. 193.
- PRENANT, A., P. BOUIN, M. MAILLARD, 1904, Traité d'Histologie, Paris.
- RATHKE, H., 1839, Entwicklungsgeschichte der Natter (*Coluber natrix*), Königsberg.
- REINKE, F., 1894, Zellstudien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43, p. 377.
- VAN RYNBERK, 1906, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion), in: Ergeb. Physiol., Jg. 5, p. 346.
- SCHMIDT, W. J., 1910, Das Integument von *Voeltzkowia mira* BTTR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 94, p. 611.
- , 1912a, Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, *ibid.*, Vol. 101, p. 139.
- , 1912b, Dasselbe. III. Über die Haut der Gerrhosauriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat., p. 75.
- , 1913, Dasselbe. IV. *Uroplatus fimbriatus* (SCHNEID.) und die Geckoniden, *ibid.*, Vol. 36, Anat., p. 377.
- ŠEČEROV, S., 1909, Farbenwechselversuche an der Bartgrundel (*Nemachilus barbatula* L.), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 28, p. 629.
- STEHLI, G., 1910, Über die Beschuppung der Reptilien, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, p. 737.
- THILENIUS, G., 1896, Der Farbenwechsel von *Varanus griseus*, *Uromastix acanthinurus* und *Agama inermis*, in: Morphol. Arb. (SCHWALBE), Vol. 7, p. 515.
- WAGNER, K., 1911, Beiträge zur Entstehung des jugendlichen Farbkleides der Forelle (*Salmo fario*), in: Internat. Rev. Hydrobiol., biol., Suppl. (2), p. 1.
- WEINER, F., 1896, Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 105, Abt. 1, p. 123.
- WOLFF, G., 1899, Die Cuticula der Wirbeltierepidermis, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 23, p. 567.
- ZENNECK, J., 1894, Über die Ursachen der Färbung des Ringelnatterembryonen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, p. 364.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 1.

Fig. 1. *Anguis* erwachsen. Drei Melanophoren und eine Gruppe von roten Chromatophoren mit alkohollöslichem Pigment (Lipochromzellen) nach dem überlebenden Objekt gezeichnet. 640 : 1.

Fig. 2. *Anguis* erwachsen. Gruppen von Melanophoren auf rotem, durch dicht gedrängte, stark expandierte Allophoren gebildeten Grund, von der Schuppenbasis. Fixierung Alkohol; Balsampräparat. 350 : 1.

Fig. 3. *Anguis* erwachsen. Melanophoren und orangefarbige Allophoren zwischen Guanophoren, von der Schuppenmitte. Fixierung Alkohol; Balsampräparat. 350 : 1.

Fig. 4. *Anguis* erwachsen. Rote expandierte Allophore mit ziemlich gleich großen Granula; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 5. *Anguis* erwachsen. Orangerote Allophore mit dicht gelagerten Granula verschiedener Größe; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 6. *Anguis* erwachsen. Orangefarbige Allophore mit ziemlich spärlichen, verschieden großen Granula; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 7. *Anguis* erwachsen. Orangefarbige Allophore mit feinen Granula; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 8. *Anguis* 11,5 cm. Kontrahierte orangefarbige Allophore; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat der Haut. 1360 : 1.

Fig. 9. *Anguis* erwachsen. Allophore mit sehr feinen gelben Granula; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 10. *Anguis* erwachsen. Allophore mit feineren gelben und gröberen orangefarbigem Körnchen; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 11. *Anguis* erwachsen. Chromatophore mit gelblichen Granula und mit Melaninkörnchen; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360 : 1.

Fig. 12. *Anguis* erwachsen. Chromatophore mit orangefarbigen Granula und mit Melaninkörnchen; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360:1.

Fig. 13. *Anguis* erwachsen. Chromatophore mit orangeroten Granula und mit Melaninkörnchen, welche vornehmlich die Mitte der Zelle einhalten; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360:1.

Fig. 14. *Anguis* erwachsen. Chromatophore mit Melaninkörnchen und mit spärlichen orangefarbigen Granula; nach einem mit Alkohol fixierten Balsampräparat einer Schuppe. 1360:1.

Fig. 15 u. 16. *Anguis* erwachsen. Orangefarbige Allophoren, in denen der Kern sichtbar ist; nach einem mit Alkohol fixierten, mit DELA-FIELD's Hämatoxylin gefärbten Balsampräparat einer Schuppe. 1360:1.

Fig. 17. *Anguis* erwachsen. Guanophore mit Kern, vom distalen Rand einer Schuppe; nach einem mit Alkohol fixierten, mit DELA-FIELD's Hämatoxylin gefärbten Balsampräparat. 1360:1.

Fig. 18. *Anguis* erwachsen. Schuppe aus dem hellen Rückenfeld nach Entfernung der Epidermis; bei auffallendem Licht. Balsampräparat. 19:1.

Fig. 19. *Anguis* erwachsen. Zwei Schuppen aus dem hellen Rückenfeld nach Entfernung der Epidermis; bei durchfallendem Licht. Balsampräparat. 19:1.

Fig. 20. *Anguis* erwachsen. Schuppe aus dem hellen Seitenfeld nach Entfernung der Epidermis; bei auffallendem Licht. Balsampräparat. 19:1.

Fig. 21. *Anguis* erwachsen. Schuppe aus dem hellen Seitenfeld nach Entfernung der Epidermis; bei durchfallendem Licht. Balsampräparat. 19:1.

## Tafel 2.

Fig. 22. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Schnitt durch die Rückenhaut in craniocaudaler Richtung. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. 158:1. *Ep* Epidermis. *Sep* Subepidermis. *str.* *K* straffes Corium. *Sk* Subcutis. *G* Blutgefäße. *X* schlanke Zellen unbekannter Bedeutung in der basalen Zylinderzellenschicht des Epithels. *K* körnchenhaltige Zellen. *S* der vom straffen Corium in den Schuppenkörper abzweigende Strang. Eine dem markierten, mit *B* bezeichneten Ausschnitt des straffen Coriums und der Subepidermis entsprechende Stelle ist in Textfig. N bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben.

Fig. 23. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Epidermis der freien Schuppenoberseite. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *Str.M* Stratum malpighii, bestehend aus den basalen Cylinderzellen *bZ* und den abgeplatteten Zellen *pZ*. *I* erste Epidermisgeneration bestehend aus der Hornschicht *H* und dem Oberhäutchen *O*, deren Zellen einen helleren unteren (*h*) und einen dunkleren oberen (*o*) Abschnitt unterscheiden lassen;

die seitlichen Grenzen dieser Zellen (*Zw*) sind senkrecht zur Fläche der Haut gerichtet. *fH* fötales Stratum corneum. *K* Kern desselben.

Fig. 24. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Flachschnitt durch die basalen Cylinderzellen des Stratum malpighii. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *K* Kern. *P* Plasmafasern im Querschnitt.

Fig. 25. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Flachschnitt durch die abgeplatteten Zellen des Stratum malpighii. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *K* Kern. *B* Zellbrücken am Rand und von der Fläche der Zelle gesehen.

Fig. 26. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Hornzelle von der unteren Grenze der ersten Epidermisgeneration. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *K* Kern. *H* verhornendes Exoplasma.

Fig. 27. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Hornzelle der ersten Epidermisgeneration. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *K* Kern. *H* verhornendes Exoplasma (Netz der Plasmafasern). *P* Plasmafasern, die den mittleren Teil der Zelle durchsetzen und mit dem Hornmantel zusammenhängen.

Fig. 28. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Hornzelle der ersten Epidermisgeneration in Flächenansicht; peripheres Netz der Plasmafasern. Der Nucleolus schimmert als dunkler Fleck durch. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1.

Fig. 29. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Gestauchte Zellen der Hornschicht von der Schuppenwurzel. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *K* Kern. *H* verhornendes Exoplasma. *P* Plasmafasern.

Fig. 30. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Epidermis von der Schuppenunterseite nahe der Wurzel der Schuppe. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *Str.M* zwei Kerne des Stratum malpighii. *K* zwei Körnchenzellen.

Fig. 31. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Sinnesorgan einer Rumpfschuppe. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 640:1. *bZ*, *pZ*, *H*, *O* wie in Fig. 23. *Ep* Epidermis der Schuppenunterseite. *B* Bindegewebe zwischen oberer und unterer Epithellamelle der Schuppe. *Bl* Blutgefäß darin. *Sz* zum Sinnesorgan gehörige Zellen-Gruppe in der basalen Cylinderzellenschicht.

Fig. 32. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Oberer Teil des Sinnesorgans einer Rumpfschuppe. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *H*, *O*, *fH* wie in Fig. 23. *U* die uhrglasförmigen schwächer verhornten Zellen der Hornschicht.

Fig. 33. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Sinnesorgan eines Unterkieferschildes. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *bZ*, *pZ*, *H*, *O* wie in Fig. 23. *Sep* Subepidermis. *Bl* Blutgefäß. *T* Cutispapille mit Kerngruppe.

Fig. 34—36. *Anguis*. Embryo von 7—8 cm. Unterer Teil von Sinnesorganen vom Kopf. Fixierung Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin.



640:1. *Sz* zum Sinnesorgan gehörige Differenzierung in der basalen Cylinderzellenschicht (*bZ*). *T* Kerngruppe der Cutispapille.

Fig. 37 u. 38. *Anguis* erwachsen. Unterer Teil von Sinnesorganen vom Unterkiefer. Die nur zum Teil dargestellten basalen Cylinderzellen (*bZ*) sind schwer von der Subepidermis (*Sep*) abzugrenzen. Unter dem epithelialen Anteil des Sinnesorgans liegt eine Gruppe von plasmareichen Tastzellen (*T*), die das Pigment gegen die Cutis hin verdrängt (Fig. 36). Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1.

### Tafel 3.

Fig. 39. *Anguis* von 21 cm. Epidermis einige Zeit vor der Häutung. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360:1. *G* abzuwerfende Epidermisgeneration. *O* Oberhäutchen. *kH* feste Hornschicht. *lH* lockere Hornschicht. *aH<sub>z</sub>* äußere Häutungszellen. *O<sub>1</sub>* Oberhäutchen. *H* feste Hornschicht der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration. *StrM* Stratum malpighii.

Fig. 40. *Anguis* von 21 cm. Epidermis wie in Fig. 39. Bezeichnungen wie dort. Feste Hornschicht nur zum Teil gezeichnet. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Thionin-Eosin. 1360:1.

Fig. 41. *Anguis* von 21 cm. Flachschnitt durch die basalen Cylinderzellen der Epidermis der Lippen. In der Peripherie der durch fadenförmige Brücken untereinander verbundenen Zellen die quergetroffenen Plasmafasern als dunkle Punkte. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1.

Fig. 42. *Anguis* von 17 cm. Epidermis des Schuppenwinkels. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Thionin-Eosin. 350:1. *Ep* Epidermis der Unterseite der deckenden Schuppe. *Ep<sub>1</sub>* Epidermis der Oberseite der gedeckten Schuppe. *H* Hornschicht der alten Epidermisgeneration. *O<sub>1</sub>* Oberhäutchen. *H<sub>1</sub>* feste Hornschicht der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration. *StrM* Stratum malpighii. *K* Gruppe von Keratohyalinzellen von der Epithelstrecke *a—b* geliefert. *B* bläschenförmige Zellen. *X* Pareleidinmassen im Schuppenwinkel.

Fig. 43. *Anguis* von 7—8 cm. Epidermis vom Kopf kurz nach einer Häutung. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *O* Oberhäutchen. *kH* kompakte Hornschicht mit körnigen Einschlüssen. *lH* lockere Hornschicht mit Eleidineinschlüssen. *StrM* Stratum malpighii. *K* Zellen mit großwabigem Protoplasmanetz.

Fig. 44. *Anguis* von 7—8 cm. Epidermis vom Oberkieferrand. Kurz nach einer Häutung. Fixierung, Färbung, Bezeichnung wie in Fig. 43. 1360:1.

Fig. 45. *Anguis*. Embryo von 4—5 cm. Haut der Bauchseite. Fixierung Eisessig-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin. 1360:1. *Ep* Epidermis aus 1—2reihigem Epithel bestehend. *G* kollagene Grenzlamelle. *K* Anlage der Cutis aus verästelten anastomosierenden Bindegewebszellen.

Fig. 46. *Anguis*. Embryo von 4—5 cm. Schuppenanlage aus der dorsalen Schuppenbildungszone. Fixierung, Färbung wie in Fig. 45. 1360 : 1. *Ep* Epidermis. *G* kollagene Grenzlamelle. *Sep* Subepidermis. *K* straffes Corium. *Sk* Subcutis.

## Tafel 4.

Fig. 47. *Anguis* von 14,5 cm. Epidermis der Bauchseite im Beginn der Bildung einer neuen Epidermisgeneration. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. 1360 : 1. *G* die alte Epidermisgeneration, bestehend aus Oberhäutchen (*O*), fester Hornschicht (*kH*) und lockerer Hornschicht (*lH*). *O*<sub>1</sub> das eben gebildete Oberhäutchen der neuen Generation unmittelbar über dem einschichtigen Stratum malpighii (*Str.M*) gelegen.

Fig. 48. *Anguis* von 8 cm. Bauchseite vor dem After. Histogenese der Knochenschuppe. Die Figur entspricht der Lage nach dem in Abbildung 22, Taf. 2 markierten, mit *B* bezeichneten Ausschnitt. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure. ca. 1300 : 1. *Sep* Subepidermis. *strK* straffes Corium. *S* der vom straffen Corium abzweigende, in den Schuppenkörper hineinragende Strang. *M* Melanophorenschicht der Subepidermis. *K* Knochen. *O* Osteoblasten. *Bz* Bindegewebszelle des straffen Coriums.

Fig. 49. *Anguis* von 8 cm, Bauchseite. Histogenese der Knochenschuppe. Die platten Osteoblasten (*O*) fassen eine dünne zellfreie Knochenlamelle (*K*) zwischen sich. Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung Eisenhämatoxylin. 1360 : 1.

Fig. 50. *Anguis* von 8 cm, Bauchseite. Histogenese der Knochenschuppe. Die Osteoblasten (*O*) beginnen in die junge Knochenschuppe (*K*) einzudringen. An der Wurzel der Schuppe bildet sich die stärkere Anhäufung der Osteoblasten (*A*). Fixierung Alkohol-Sublimat; Färbung DELAFIELD's Hämatoxylin-Pikrinsäure-Säurefuchsin. 1360 : 1.

## Tafel 5.

Fig. 51. *Anguis*. Symmetrische Knochenschuppe der Rückenseite bei auffallendem Licht. 25 : 1.

Fig. 52. *Anguis*. Stück einer Knochenschuppe in Flächenansicht; luftgefüllte Knochenzellen mit Ausläufern. Balsampräparat. 600 : 1.

Fig. 53. *Anguis*. Stück eines Querschliffs durch eine Knochenschuppe. Luftgefüllte Knochenzellen parallel der Fläche der Schuppen abgeplattet, Verlauf ihrer Ausläufer senkrecht dazu. Balsampräparat. 600 : 1.

Fig. 54. *Anguis*. Ausschnitt aus dem Hinterrand einer Knochenschuppe. Luftgefüllte Knochenzellen und Kanälchen, die Bindegewebsfasern enthielten. Balsampräparat. 164 : 1.

Fig. 55. *Anguis*. Ausschnitt aus dem Hinterrand einer Knochenschuppe. Drei Knochenzellen und Kanälchenbündel. Balsampräparat. 600 : 1.

Fig. 56. *Anguis*. 9,5 cm. Rücken. Frühes Entwicklungsstadium der Knochenschuppe. Glyceringelatinepräparat. 75 : 1.

Fig. 57. *Anguis*. 8 cm. Mitte der Bauchseite. Junge Knochenschuppe mit weiten Gefäßdurchbohrungen (Markkanälen), Grübchen der Osteoblasten und beginnende Bildung der Gleitfläche. Glyceringelatinepräparat. 75 : 1.

Fig. 58. *Anguis*. 8 cm. Stück einer jungen Knochenschuppe; faserige Struktur des Knochens und Grübchen der Osteoblasten. Glyceringelatinepräparat. 230 : 1.

Fig. 59. *Anguis*. 9,5 cm. Bauch. Junge Knochenschuppe schon mit engeren Markkanälen und ziemlich breiter Gleitfläche. Glyceringelatinepräparat. 75 : 1.

Fig. 60. *Anguis*. 14 cm. Bauch. Junge Knochenschuppe. Anordnung der Knochenzellen in dem Rand parallelen Reihen deutlich. Beginn der Ausbildung der Gefäßrinnen. Glyceringelatinepräparat. 75 : 1.

Fig. 61. *Anguis*. 28 cm. Fertige Knochenschuppe. Balsampräparat. 75 : 1.

#### Tafel 6.

Fig. 62. *Ophisaurus apus*. Knochenschuppe vom Rücken bei auffallendem Licht. 19 : 1.

Fig. 63. *Ophisaurus apus*. Knochenschuppe vom Rücken, aufgeheilt. Balsampräparat. 19 : 1.

Fig. 64. *Ophisaurus apus*. Querschliff durch eine Knochenschuppe vom Rücken in craniocaudaler Richtung. Balsampräparat. 25 : 1.

Fig. 65. *Ophisaurus apus*. Querschliff durch eine Knochenschuppe vom Rücken in transversaler Richtung. Balsampräparat. 25 : 1.

Fig. 66. *Ophisaurus apus*. Stück eines Querschliffs durch eine Knochenschuppe vom Rücken: untere Schicht mit aufsteigenden Fasern. Balsampräparat. 230 : 1.

Fig. 67. *Ophisaurus apus*. Stück eines Querschliffs durch eine Knochenschuppe vom Rücken. Grenze von unterer und mittlerer Schicht; zwei Markkanäle quergetroffen. Balsampräparat. 158 : 1.

Fig. 68. *Gerrhonotus liocephalus*. Knochenschuppe vom Rücken bei auffallendem Licht. 20 : 1.

Fig. 69. *Gerrhonotus liocephalus*. Knochenschuppe vom Rücken, aufgeheilt. Balsampräparat. 20 : 1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* Jurine.

Von

**Karl Fuchs.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 7–9 und 6 Abbildungen im Text.

---

## Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Material und Technisches.

Der Entwicklungsverlauf von *Cyclops viridis*.

### I. Furchung.

1. Abschnitt: Bis zur Sonderung der Urkeimzelle und der Ur-entodermzelle.

I. Teilungsschritt (1-2-Zellenstadium).

II. Teilungsschritt (2-4-Zellenstadium).

III. Teilungsschritt (4-8-Zellenstadium).

IV. Teilungsschritt (8-16-Zellenstadium).

V. Teilungsschritt (16-31-/32-Zellenstadium).

2. Abschnitt: Bis zur Sonderung der Mesodermringe.

VI. Furchungsschritt (32-62-/63-Zellenstadium).

VII. Furchungsschritt (63-116-/123-/125-Zellenstadium).

VIII. Furchungsschritt (125-231-/245-/246-Zellenstadium).

### II. Gastrulation.

IX. Teilungsschritt (246-458-/462-Zellenstadium).

X. Teilungsschritt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

## Vergleichende Betrachtungen.

## A. Die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden.

1. Der allgemeine Furchungsverlauf.
2. Das Keimbahnproblem.
3. Die Herkunft des Entoderms.
4. Die Herkunft des Mesoderms.

## B. Vergleich mit der Entwicklung anderer Entomostraken.

1. Dotterarme Cladocereneier.
2. Cirripeden.

Schluß.

## Einleitung.

Eine Reihe von Untersuchungen haben uns mit der Entwicklung von Vertretern aus fast allen Entomostrakengruppen bekannt gemacht. So wurde die Phyllopodenentwicklung behandelt von GROBBEN (1879, Sommereier von *Moina*), BRAUER (1892, *Branchipus*), HAECKER (1893, Wintereier von *Moina*), SAMASSA (1893, *Moina* u. a. Cladoceren, Sommer- und Wintereier), LEPESCHKIN (1900, *Moina*), SAMTER (1900, *Leptodora*), VOLLMER (1912), KÜHN (1911, 1912, Sommereier von *Polyphemus*). Nach diesen Untersuchungen besitzen die dotterarmen Phyllopoden eine determinierte, die dotterreichen eine nicht determinierte Entwicklung. Bei den Eiern mit determinativer Entwicklung vollzieht sich die Sonderung der Keimesbezirke in ganz einheitlicher Weise, auch wenn die betreffenden Formen nicht nahe miteinander verwandt sind (GROBBEN, KÜHN).

Ebenfalls determiniert ist die Entwicklung der Cirripeden, die uns eine Arbeit von BIGELOW (1902, *Lepas*) schildert. Auch hier liegt ein Furchungsverlauf vor, der sich mit den Bildungsvorgängen bei *Polyphemus* und *Moina* in Einklang bringen läßt.

In allerneuester Zeit sind auch die Ostracoden bezüglich ihrer Entwicklung durch MÜLLER-CALÉ (1913, *Cypris*) neu untersucht worden: ihre Entwicklung ist, ähnlich der der dotterreichen Phyllopodeneier, nicht determinativ.

Über die Entwicklung dieser 3 Entomostrakenordnungen haben wir somit genauere Kenntnis und können ihre Entwicklungsweisen in Beziehung setzen. Wesentlich schlechter sind wir über die Entwicklung der Copepoden unterrichtet. Trotzdem diese sehr häufig und noch in den letzten Jahren untersucht worden sind, haben wir doch kein klares Bild vom genauen Verlauf ihrer Entwicklung. Die Ansichten der Forscher gehen darüber so sehr auseinander, daß es

unmöglich ist, zwischen den verschiedenen untersuchten Copepodenformen übereinstimmende Punkte zu finden.

URBANOWICZ (1886) veröffentlichte als Erster „Beiträge zur Embryologie der Copepoden“. Im Verlauf einer superfiziellen Furchung fand er im Blastoderm der Cyclopiden eine „passive“ Zelle, die dann ins Blastocöl einwandert und dort durch Teilung die Entoderm-elemente aus sich hervorgehen läßt. An der Stelle, wo diese Zelle im Blastoderm lag, entsteht später der Blastoporus. Die Ectodermzellen, die ihn begrenzen, wandern ebenfalls ins Innere des Eies ein und liefern das Mesenchym (= „primäres“ Mesoderm). Auf einem späteren Stadium sollen sich vom Entoderm die „Mesoblastmutterzellen“ sondern, aus denen das „sekundäre“ Mesoderm entsteht. Eine Genitalzelle hat URBANOWICZ während der Furchung nicht beobachtet; erst nach der Gastrulation konnte er sie unter den Mesoblastmutterzellen feststellen, als deren Derivat er sie betrachtet. Über die Zeit, in der die Differenzierung der genannten Zellen erfolgte, erfahren wir hier nichts, ebensowenig wie über Teilungsschritte und Teilungstempo der verschiedenen Blastomeren.

HAECKER wies in seiner Untersuchung über „die Keimbahn von Cyclops“ (1896) nach, daß die Sonderung der Keimzellen bis in die I. Furchungsteilung zurück zu verfolgen ist. Im ganzen Furchungsverlauf zeichnet sich stets eine Zelle vor den übrigen durch die Verlangsamung ihrer Teilungsgeschwindigkeit und während der ersten Phasen der Mitose durch das einseitige Auftreten einer „Körnchen“-ansammlung an der Spindel aus. Diese Zelle ist die Stammzelle der Geschlechtszellen; ihre Abkömmlinge, die ebenfalls an jenen beiden Merkmalen zu erkennen sind, stellen die direkten Etappen der „Keimbahn“ dar, die schließlich in den Geschlechtszellen endigt.

Der V. Teilungsschritt (16-32-Zellen) teilt die „Körnchenzelle“ in eine körnchenführende, die „Stammzelle“, und in eine körnchenfreie Tochterzelle, die Urentodermzelle. Letztere liefert im weiteren Verlauf die 4 definitiven Entodermzellen des Blastoderms. Die „Stammzelle“ hat 2 Abkömmlinge verschiedener Art: eine periphere, im Blastoderm verbleibende Zelle (*B*-Zelle) und die „primäre Urgenitalzelle“ (*A*-Zelle), die ins Innere des Embryos einwandert. Erstere gibt als „primäre Urmesodermzelle“ dem Mesoderm den Ursprung. Weiterhin beschreibt HAECKER eine typische Bechergastrula, auf deren Grunde die beiden definitiven Keimzellen (*Ug*), die Abkömmlinge der *A*-Zelle liegen. Zu den Zellen, die hier ins

Innere des Embryos verlagert werden, gehören aber außer den beiden Urogenitalzellen und den Entodermzellen noch andere Elemente, deren prospektive Bedeutung HAECKER nicht angegeben hat. Vielleicht sind es die Zellen, die auf einem früheren Stadium einen Halbkreis um die Entodermzellen bildeten und dort als „Nachbarzellen“ (*sen*) bezeichnet wurden.

In einer späteren Untersuchung (1903) über das „Körnchen“-problem kam HAECKER zu dem Resultat, daß nicht die körnchenführende Tochterzelle zur neuen Keimbahnzelle wird, sondern stets die körnchenfreie.

AMMA (1911) wies in seiner Arbeit über „die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden“ bei einer großen Anzahl von Objekten nach, daß „die Körnchenzellen jeweils in direkter Deszendenz voneinander abstammen“. Nach seinen Ergebnissen findet die „vorbereitende“ Teilung der *S*-Zelle in die *A*- und *B*-Zelle, die HAECKER beschrieb, nicht statt; die Abkömmlinge der *S*-Zelle sind vielmehr schon die beiden definitiven Urogenitalzellen. Somit ist also die Entstehung des Mesoderms aus der *B*-Zelle, wie sie sich HAECKER dachte, unrichtig. AMMA sagt aber an keiner Stelle seiner Arbeit etwas darüber aus, aus welchen Zellen er das Mesoderm herleitet. Auch er beschreibt eine typische Bechergastrula, in der die beiden Urgeschlechtszellen wie in einem Becher liegen, der von den Entodermzellen gebildet wird.

Über die Entwicklung mariner Copepoden liegt uns nur die Untersuchung GROBBEN's (1881) an *Cetochilus septentrionalis* GOODSIR vor. Eine prospektive Bedeutung gewisser Zellen konnte er erst auf dem Stadium von 32 Zellen beobachten, wo das gesamte Entodermmaterial schon gesondert ist. Er läßt das Entoderm aus Zellen verschiedener Herkunft entstehen, aus einer zentralen, einer vorderen und 4 seitlichen Zellen, die sowohl an Größe und histologischem Aufbau als auch bezüglich ihrer Lage wesentlich voneinander abweichen. Ebenfalls auf dem 32-Zellenstadium ist noch eine andere Zelle vor den übrigen ausgezeichnet; sie stammt vom Entoderm ab und liefert im weiteren Verlauf der Teilung das Mesoderm. Eine frühzeitige Sonderung der Urkeimzellen konnte GROBBEN bei *Cetochilus* nicht feststellen.

In seinen „Studien über parasitische Copepoden“ beschreibt SCHIMKEWITSCH (1896) für *Chondracanthus* eine totale und beinahe äquale Furchung. Das Entoderm entsteht bei diesem Objekt durch Einsenkung von 4 Zellenpaaren, über deren Herkunft wir

nichts erfahren. Die Zellen, die den Blastoporus umgeben, senken sich ebenfalls ein und liefern einen anfänglich einschichtigen, später dann mehrschichtigen Ring von Mesoderm um die Entodermanlage. Eine Genitalzelle konnte SCHIMKEWITSCH hier nicht feststellen.

Ähnlich verläuft der Gastrulationsprozeß bei *Notopterothorus* und *Enteropsis*, deren Furchung zuerst total ist, dann aber in eine superfizielle übergeht. Acht sich einsenkende Zellen stellen auch hier die Anlage des Entoderms dar. Aber hier liegen zwischen dem 3. und 4. Paar 2 Genitalzellen, die sich ebenfalls eingesenkt haben. Ihre Herkunft ist unbekannt. Das Mesoderm entsteht aus den Blastoporusrandzellen, die seitlich und hinter der Entodermanlage gelegen sind.

Einen Fall von totaler, inäqualer Furchung unter den parasitischen Copepoden beschreibt PEDASCHENKO (1899) in seiner Arbeit: „Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*“. Von einem Macromer, das den Dotter enthält, schnüren sich nacheinander einige Micromere ab, die nach einiger Zeit jenes epibolisch überwachsen. Das Macromer liefert die Anlage des Entoderms, indem sich sein Kern teilt, der Dotter aber ungefurcht bleibt. Aus den Randzellen der epibolischen Überwachungsschicht entstehen die Mesodermelemente und die Genitalzellen.

Wir sehen also, wie sehr die Befunde der genannten Forscher auseinandergehen. Die Bildung von Entoderm, Mesoderm und Urkeimzellen wird in ganz verschiedener Weise dargestellt; von keiner einzigen Art sind die Zellfolgen, die vom Ei zu den Uranlagen führen, bekannt. Es ist unter solchen Umständen unmöglich, die Embryonalentwicklung der Copepoden eindeutig und zusammenhängend darzustellen und zwischen den freilebenden und parasitischen und zwischen den Copepoden und anderen Entomostraken Vergleiche zu ziehen. Deshalb erschien es notwendig, die Untersuchung der Keimblätterentwicklung der Copepoden von neuem aufzunehmen und besonders auf die Zellfolgen zu achten, die für eine vergleichende Betrachtung die Grundlage bilden. Dieses Problem seiner Lösung etwas näher zu bringen, ist das Ziel meiner Untersuchung.

Es sei mir an dieser Stelle vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. DOFLEIN für das rege Interesse, mit dem er meine Untersuchungen stets verfolgte, und für die vielen Ratschläge, die er mir während derselben erteilt hat, zu danken. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. SCHLEIP für seine Anteilnahme und



Unterstützung. Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Privatdozent Dr. KÜHN. Dafür und für seinen unermüdlichen Rat und seine überaus freundliche Hilfe sage ich ihm hier herzlichen Dank.

### Material und Technisches.

*Cyclops viridis* JURINE ist eine der häufigsten Copepodenarten Deutschlands. Man findet sie fast das ganze Jahr hindurch in Fortpflanzung begriffen.

Mein Material stammt aus Gewässern in der Umgebung Freiburgs, aus einigen Tümpeln und Seen des Schwarzwalds und aus dem Altrhein bei Breisach. Die Fixierung wurde entweder an Ort und Stelle des Fangs vorgenommen, ohne Wahl des Alters der Eier; oder die Tiere wurden im Institut in Aquarien nach der Methode, die HAECKER (1896) angibt, gezüchtet und nach Bedarf fixiert. Zur Fixierung benutzte ich fast ausschließlich Sublimatgemische, die vor dem Gebrauch auf etwa 40° C erwärmt wurden. Die besten Resultate erhielt ich mit dem Gemisch von GILSON-PETRUNKEWITSCH, in dem die Eier 24 Stunden verblieben. Ebenfalls gute Fixierung ergab die Anwendung von Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN, den ich auch 24 Stunden auf die Objekte einwirken ließ. Weniger oft verwendete ich VOM RATH'sche Flüssigkeit (500 ccm konz. wässrige Pikrinsäurelösung, 3 ccm Essigsäure, 1–2 g Osmiumsäure, 3–5 g Platinchlorid), da durch sie der Dotter sehr spröde wurde und beim Schneiden leicht zerriß.

Da die Eier von *Cyclops viridis* JURINE ziemlich viel Dotter enthalten, ist eine Totaluntersuchung der Furchung nicht vorteilhaft. Ich beschränkte mich deshalb auf die Schnittmethode. Teils bettete ich zahlreiche Eier verschiedenen und unbekannten Alters gleichzeitig ein und rechnete dann mit der Wahrscheinlichkeit, in wenigen Serien die allerverschiedensten Entwicklungsstadien zu erhalten; ich habe diese Methode meist nur am Anfang meiner Untersuchung angewandt. Teils gebrauchte ich zur Einbettung nur gezüchtete Eier bestimmten Alters, wodurch mir mit größerer Sicherheit die Vollständigkeit der Entwicklungsreihe gewährleistet wurde. Die Eier wurden zuerst in ein Gemisch von Xylol und Paraffin gebracht und dann in reines Paraffin (56°) eingebettet, in dem sie etwa 3 Stunden verblieben. Die Schnittdicke betrug 5–10  $\mu$ . Da ich auf die Verwertung von Totalbildern verzichten mußte, waren dickere Schnitte insofern von Vorteil, als sie den Embryo

in nur wenige Stücke zerlegten. Dadurch war es mir möglich, wichtige Oberflächenansichten in Form von Kalotten zu erhalten, die mir Totalbilder ersetzten. Vorgefärbt wurden die Eier nicht. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Pikrokarmarin gefärbt, wobei namentlich auch die Körnchen eine deutliche Tinktion erhielten. Ausnahmsweise färbte ich auch mit Eosin oder Orange-G nach. Der Dotter färbte sich bei Anwendung dieser Farbstoffe nicht sehr stark mit, bei Anwendung von Eisenhämatoxylin wirkte jedoch seine Mitfärbung so störend, daß ich diese Methode nicht weiter benutzte.

## Der Entwicklungsverlauf von *Cyclops viridis*.

### I. Furchung.

#### 1. Abschnitt.

Bis zur Sonderung der Urkeimzelle und der Urentodermzelle.

#### I. Teilungsschritt (1-2-Zellenstadium).

Die Furchung beginnt mit der Ausbildung der Sphären an 2 Seiten der Pronuclei, die noch unvereinigt nebeneinander liegen. Die von HAECKER beschriebenen Körnchen sind hier noch nicht sichtbar; sie erscheinen erst im Verlauf der Prophase und werden immer größer und zahlreicher mit der weiteren Ausbildung der Spindel. Von der Telophase an nehmen sie an Größe und Zahl wieder ab und sind während der Kernruhe überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Da sich meine Untersuchung nicht speziell auf die Körnchen richtet, kann ich auf eine Schilderung ihrer Struktur nicht eingehen. Diese ist von HAECKER und AMMA ausführlich behandelt worden; im übrigen kann ich annehmen, daß die Körnchen meines Objekts nicht von denen abweichen, die jene Forscher beschrieben.

Fig. 1 stellt die I. Furchungsspindel in Anaphase dar. Ihre Richtung im Verhältnis zur primären Eiachse ist aus den Bildern des I. Teilungsschrittes nicht ohne weiteres zu erkennen. Die Gestalt des Eies gibt uns keinen Aufschluß darüber, ebensowenig wie die Lage des Richtungskörpers. Dieser bezeichnet nicht, wie sonst oft dauernd, den animalen Pol, sondern wandert im ganzen Ei umher und wird daher in den Furchungsstadien in den verschiedensten Blastomeren gefunden, so daß wir aus seiner Lage den Verlauf der primären Eiachse auch nicht ableiten können. Nur aus dem ganzen

Furchungsverlauf ist es möglich, auf diese einen Schluß zu ziehen. So sind wir imstande, die beiden Eipole aus den nach dem Perpendikularitätsgesetz aufeinander folgenden Furchen, den vegetativen Pol aus der definitiven Lage gewisser determinierter Zellen des Embryos zu erkennen. Demnach steht die I. Furchungsspindel senkrecht auf der primären Eiachse, und die I. Furchungsebene ist meridional.

Im allgemeinen sind die Körnchen mehr unregelmäßig zerstreut und variieren untereinander stark in ihrer Größe. In dem Fig. 1 zugrunde liegenden Schnitt sind sie in sehr großer Zahl und relativ gleichmäßig über den Polstrahlenbezirk verteilt zu sehen. Der körnchenführende Pol bezeichnet die Keimbahnzelle.

Die Form der Spindel ist durchaus nicht immer genau gleich. Die Verschiedenheit beruht aber nicht auf einer konstanten Formveränderung der Spindel mit dem Verlauf der Teilung, sondern sie hängt lediglich von der Form der Eier ab. Diese liegen nämlich zu mehreren in einem Eisäckchen. Da ihre Zahl nicht konstant ist, so kommt es häufig, ja fast regelmäßig vor, daß sie sich bei der Beschränktheit des Raumes gegeneinander in verschiedener Weise abplatteten. Und so ist die Spindel oft durch seitlichen Druck mehr langgestreckt, oft mehr tonnenförmig und verkürzt. Auch die Sphären zeigen Unterschiede in ihrer Größe, besonders aber in ihrer Gestalt. Nicht selten, zumal in jüngeren Stadien, ist die „Pinienform“, die schon HAECKER beschrieb und abbildete, zu beobachten. Häufiger jedoch bilden die Sphären mehr oder weniger regelmäßige, kuglige Plasmabezirke von verschiedener Größe, von denen aus die Polstrahlen sich in ziemlich radialer Anordnung zwischen die umgebenden Dotterkugeln ausbreiten.

In der Telophase wandeln sich die Chromosomen in Caryomeren um, die zuerst sehr klein sind. Allmählich nehmen sie an Größe zu und können auch untereinander zu größeren Caryomerenbezirken verschmelzen, die sich dann auch noch an den definitiven Tochterkernen erkennen lassen. Häufig konnte ich an solchen 2, 3 oder mehr Caryomerenbezirke beobachten. Sehr oft kann auch eine Verschmelzung der Caryomeren zu einem einheitlichen Kern stattfinden, wovon aber die Keimbahnzelle eine konstante Ausnahme macht. In ihr fand ich in der großen Mehrzahl der Fälle die Caryomeren nicht vereinigt. Daß sich aber stets die väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile in 2 „Gonomeren“ (HAECKER, 1896) getrennt erhalten, scheint mir zweifelhaft, da ich die von HAECKER beschriebenen

Unterschiede an ihnen nicht entdecken konnte. Vor allem waren es nicht selten 3 Bläschen, und auch das Getrenntbleiben des Chromosomenmaterials in der Teilung trat bei meinem Objekt nicht hervor. In den Kernen der übrigen Zellen scheinen die Caryomerenbezirke besonders in jungen Furchungsstadien räumlich getrennt zu bleiben, während sie in älteren Embryonen fast stets zu einheitlichen Kernen verschmelzen.

Am Ende der Teilung, wenn noch Spindelreste zwischen den beiden Tochterkernen zu sehen sind, wird eine Plasmascheidewand zwischen den beiden Tochterzellen gebildet (Fig. 2). Die Körnchen haben an Zahl und Größe schon stark abgenommen. Nur ganz wenige sind noch am einen Tochterkern zu beobachten. Im äußeren Umfang der Scheidewand senkt sich dann die I. Furche ein. Da sich die beiden ersten Blastomeren nicht stark abrunden, liegen sie mit dem größten Teil ihrer Innenfläche platt aneinander.

Das Resultat der I. Teilung sind also 2 ziemlich gleichgroße Blastomeren mit Caryomerenkernen, von denen eine die I. Keimbahnzelle ( $S'$ ) darstellt. Welche von beiden dies ist, kann auf dem Ruhestadium hier nicht angegeben werden, da auf diesem die Körnchen verschwinden oder mindestens so klein werden, daß sie vom Plasma nicht mehr unterscheidbar sind. Ferner sind, wie häufig in jungen Stadien, nicht nur in der Keimbahnzelle, sondern auch in ihrer Schwesterzelle Caryomerenbezirke an dem Kern wahrzunehmen. Durch diese Tatsache fällt somit auch das zweite hier mögliche Unterscheidungsmerkmal weg. In Fig. 2 sind die Körnchen noch sichtbar, die Keimbahnzelle  $S'$  läßt sich also daran noch erkennen.

## II. Teilungsschritt (2-4-Zellenstadium).

Die beiden Kerne des 2-Zellenstadiums treten ziemlich gleichzeitig in Mitose ein. Eine Phasendifferenz ist am Anfang der Teilung noch nicht zu bemerken. Die ausgebildeten Spindeln sind einander ziemlich parallel (Fig. 3). Sie liegen ebenfalls in der Äquatorebene, ihre Richtung ist aber gegen die der I. Furchungsspindel um  $90^\circ$  gedreht. Im Stadium der Anaphase, das wir in Fig. 3 sehen, ist nun ein minimaler Phasenunterschied wahrzunehmen, insofern als die Chromosomen der einen Zelle dem Pol schon näher gerückt sind als die der anderen. Dieser Unterschied kommt auch noch in etwas anderem zum Ausdruck: in der Zelle, in der die Teilung eine wenn auch nur geringe Verlangsamung aufweist,

zeigen sich nun wiederum Körnchen. Diese sind nicht nur an einem Pol, sondern an beiden sichtbar, und zwar sind die um die eine Sphäre gelegenen größer und zahlreicher als die an der anderen Sphäre. Diese Tatsache steht im Widerspruch zu den Befunden HAECKER'S und AMMA'S und erfordert eine eingehendere Besprechung des gesamten Körnchenproblems, die ich aber erst weiter unten folgen lassen werde. Ich bezeichne in der Folge den Spindelpol, um den ausschließlich oder hauptsächlich die Körnchen gelagert sind, als „Körnchenpol“ und die Zelle, die aus dem ihn einschließenden Zellbezirk hervorgeht, als „Körnchenzelle“. Die Frage, ob die Körnchenzelle dieses Teilungsschrittes identisch ist mit der Zelle, die im 1—2-Zellenstadium die Körnchen mitbekam, läßt sich bei meinem Objekt nicht durch die Beobachtung des dazwischenliegenden Ruhestadiums lösen. Denn in ihm ist von Körnchen nichts nachzuweisen. Daß aber das Körnchenphänomen tatsächlich sich innerhalb einer aufeinanderfolgenden Zellgeneration forterbt, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß mit ihm auch die hier schon sich andeutende Teilungsverzögerung stets verbunden ist. Und für sie ist keine andere Annahme zulässig als die, daß die in einem Teilungsschritt verzögerte Zelle von einer bei der vorhergehenden Teilung zurückgebliebenen herstamme.

Nach der Rekonstruktion der Tochterkerne, die auch hier wieder die sie zusammensetzenden Caryomeren erkennen lassen, ist die Phasendifferenz, die sich in der Anaphase bemerkbar machte, wieder ausgeglichen, da das Ruhestadium lange andauert und so der Körnchenzelle die Möglichkeit gegeben ist, ihre Schwesterzelle wieder einzuholen. Die II. Furche ist, da die Spindeln in diesem Teilungsschritt auch in der Äquatorebene liegen, ebenfalls meridional. Die geringe Neigung, die die beiden Spindeln sowohl in horizontaler als auch in vertikaler Richtung gegeneinander zeigen, bewirkt, daß die Teilfurchen der beiden Blastomeren auf der I. Furche nicht zusammenstoßen, sondern zwischen den Punkten ihres Auftreffens auf diese eine Strecke frei lassen. An diesen beiden Stellen erhält die I. Furche infolgedessen je einen Knick und bildet so eine Brechungsfurche, und zwar eine solche am animalen und eine am vegetativen Eipol. Die Richtungen beider stehen aufeinander senkrecht.

Nach dem II. Teilungsschritt besteht nun der Embryo aus 4 annähernd gleichgroßen Blastomeren, die sich in ihrer prospektiven Bedeutung verschieden verhalten. Es sind die 4 Quadranten,

die grundlegend sind für die Bestimmung des Bauplanes des fertigen Tieres.

An dieser Stelle ist es notwendig, für die einzelnen Zellen eine differente Bezeichnung einzuführen, die ein Zurückweisen von späteren Stadien gerade auf die 4 primären Quadranten leichter und übersichtlicher macht. In der Bezeichnungsweise, die ich hier anwende, schließe ich mich ganz derjenigen an, die KÜHN in seiner Untersuchung über „die Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus*“ (1912) geprägt hat. Es liegen dieser die Systeme von KOFOID (1894) und CONKLIN (1897) zugrunde, deren Verbindung KÜHN für die Anwendung auf die Crustaceenfurchung praktisch

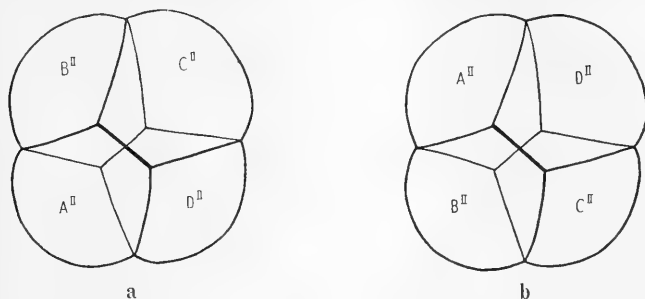


Fig. A.

Schema des 4-Zellenstadiums. a vom animalen, b vom vegetativen Pol.

modifizierte. Danach nenne ich also die 4 Quadranten  $A''$ ,  $B''$ ,  $C''$ ,  $D''$ , wobei die römischen Exponenten den Furchungsschritt bedeuten, durch den die bezeichneten Zellen entstanden sind. Die Buchstaben folgen bei Aufsicht auf den animalen Pol des Embryos im Sinne des Uhrzeigers (Textfig. Aa), bei Aufsicht auf den vegetativen Pol im entgegengesetzten Sinne (Textfig. Ab). Bei der Zählung ist stets die auf die Körnchenzelle im angegebenen Sinne folgende Zelle mit  $A$  bezeichnet. Die Körnchenzelle heißt dann  $D''$ ; sie ist die Keimbahnzelle, und ich gebe ihr auch eine Sonderbezeichnung:  $S$  (= Stammzelle), also auf diesem Stadium  $S''$ .

Die prospektive Bedeutung der Zellen des II. Teilungsschrittes ist nun folgende:  $A''$ ,  $B''$  und  $C''$  liefern im Verlauf der Furchung Elemente des Ectoderms und Mesoderms,  $S''$  bildet Ectoderm, Mesoderm, Entoderm und die Urkeimzellen, enthält also noch Anlagen für sämtliche Keimblätter.

### III. Teilungsschritt (4-8-Zellenstadium).

In diesem Teilungsschritt ist die Phasendifferenz zwischen den Blastomeren schon bei der Ausbildung der Spindeln zu beobachten. Die Keimbahnzelle ( $D'' = S''$ ) und ihre Schwesterzelle ( $C''$ ) zeigen eine deutliche Verzögerung, wie ersichtlich ist aus den Figg. 4—6, die 3 aufeinander folgende Schnitte darstellen, welche parallel zur Hauptachse geführt sind. Während in den beiden anderen Blastomeren  $A''$  und  $B''$  die Chromosomen bereits zur Äquatorialplatte angeordnet sind, befinden sich  $C''$  und  $D''$  eben erst in dem Stadium der Kernauflösung. Die Wände der Caryomeren sind in  $C''$  und  $D''$  noch deutlich wahrzunehmen. Die Spindeln laufen jetzt nicht mehr untereinander parallel. Ihre Lage wird durch die Lagerung der Furchungszellen an der animalen und vegetativen Brechungsfurche und durch die darauf beruhende verschiedene Form der Blastomeren bedingt. Die Zellen  $A''$  und  $C''$  berühren sich breit an der animalen Brechungsfurche. Dadurch werden  $B''$  und  $D''$  nach beiden Seiten gedrängt und stoßen nur noch an die Enden dieser Furche; ihre Hauptmassen berühren sich an der vegetativen Brechungsfurche breit, so daß an diesem Pol  $A''$  und  $C''$  dieselbe Lage einnehmen wie  $B''$  und  $D''$  am animalen, also an den Enden der Brechungsfurche. Infolge dieser gegenseitigen Einkeilung der Blastomeren sind die Hauptmassen von je 2 einander gegenüberliegenden Furchungszellen an einen Pol verschoben, wo sie dann die größte Ausdehnung besitzen und ihre Spindeln ausbilden.

So liegen (Fig. 5) die Spindeln von  $D'' = S''$  und  $B''$  gegen den animalen Pol verschoben und konvergieren gegen die animale Brechungsfurche; dementsprechend konvergieren die Spindeln von  $A''$  und  $C''$  (Fig. 4 u. 6) gegen die vegetative Brechungsfurche. Wir haben hier dieselben Lagerungsverhältnisse vor uns, wie sie MÜLLER-CALÉ im 4-Zellenstadium von *Cypris* beschrieb. Dasselbe erläutern die Schnittbilder der Figg. 7 u. 8. Fig. 7 ist eine Ansicht vom animalen Pol und zeigt die diesem Pol zugewandten Sphären der 4 Spindeln. Die von  $D''$  und  $B''$  sind größer und deutlicher, da sie dem animalen Pol näher liegen und deshalb im Schnitt vollständig getroffen sind, während die tiefer liegenden Spindeln von  $A''$  und  $C''$  nur eben noch an der unteren Schnittgrenze sichtbar sind. Fig. 8 zeigt einen Schnitt in der Höhe der unteren Sphären von  $C''$  und  $A''$ , in dem diese ganz getroffen sind, während die

Sphären von  $B^{II}$  und  $D^{II}$  an der oberen Schnittgrenze gerade verschwinden.

Die Körnchen sind auch in diesem Teilungsschritt nicht nur auf einen einzigen Spindelpol beschränkt. In der Keimbahnzelle treten sie wieder an beiden Polen auf. Sie sind größer und zahlreicher an der Sphäre, die dem vegetativen Eipol näher liegt (Fig. 5). Aber nicht nur in der Keimbahnzelle, sondern auch in ihrer Schwesterzelle  $C^{II}$  (Fig. 6, 7 u. 8) konnte ich das Körnchenphänomen feststellen.  $C^{II}$  hat ja durch die vorhergehende Teilung auch Körnchen erhalten (Fig. 3). Und nun treten wiederum solche auf, allerdings in verminderter Zahl und geringerer Größe. In späteren Stadien habe ich sie in den Abkömmlingen dieser Zelle nicht mehr gefunden. Das Körnchenphänomen erlischt in ihnen allmählich; es ist nur in der Keimbahnzelle konstant. Was die Körnchen selbst anbelangt, so glaube ich, daß sie stets neu entstehen. Ich habe nie Chromatinbrocken beobachtet, die mit Überresten der Ectosomen des vorhergehenden Teilungsschrittes identisch sein könnten. Immer sind zuerst nur wenige und ganz kleine Körnchen vorhanden, die allmählich wachsen und an Zahl zunehmen. Ich werde unten noch genauer darauf zu sprechen kommen.

Ebenso verschwindet in  $C^{II}$  wieder das andere Erbteil von  $S'$ , die Teilungsverlangsamung. Während sich diese in gewissen Abkömmlingen von  $S^{II}$  im weiteren Verlauf der Furchung immer vergrößert, holen die Tochterzellen von  $C^{II}$  die übrigen Blastomeren bald wieder ein.

Da die Spindelstellung streng meridional ist, resultieren aus diesem Teilungsschritt durch äquatoriale Furchen 8 gleichgroße Blastomeren, und zwar 4 vegetative,  $A^{III}$ ,  $B^{III}$ ,  $C^{III}$ ,  $D^{III} = S^{III}$  und 4 animale, die ich mit  $a^{III}$ ,  $b^{III}$ ,  $c^{III}$ ,  $d^{III}$  bezeichne. In allen folgenden Furchungsstadien werden die Zellen der animalen Keimeshälfte stets mit kleinen, die der vegetativen mit großen Buchstaben bezeichnet.  $a^{III}$ ,  $b^{III}$ ,  $c^{III}$ ,  $d^{III}$  liefern im weiteren Verlauf der Entwicklung nur noch Ectoderm. Somit ist von jetzt an alles Zellmaterial oberhalb des Äquators „primäres“ Ectoderm. Von den 4 vegetativen Zellen enthalten  $A^{III}$ ,  $B^{III}$ ,  $C^{III}$  Anlagen des Ectoderms und Mesoderms,  $S^{III}$  solche des Ectoderms, Mesoderms, Entoderms und das Material für die Urkeimzellen. Auch nach diesem Teilungsschritt schneiden die Furchen nicht sehr breit ins Ei ein, so daß sich die Blastomeren gegenseitig mit fast ebenen Flächen berühren,



eine Tatsache, die zu dem Abrundungsbestreben der Zellen auf späteren Stadien in einem gewissen Gegensatz steht.

Der Keim kann jetzt als *Blastula* bezeichnet werden, da sich in seinem Innern eine Furchungshöhle ausgebildet hat; sie ist nicht groß und von sehr variabler Gestalt, weil sich die Zellen oft stark in sie hineinwölben.

#### IV. Teilungsschritt (8-16-Zellenstadium).

Die Phasendifferenz zwischen den Blastomeren ist nun schon stark gewachsen. Die Abkommen von  $A''$ ,  $B''$  und  $C''$ , also  $A'''$ ,  $B'''$ ,  $C'''$  und  $a'''$ ,  $b'''$ ,  $c'''$  haben beim Beginn der Teilung einen deutlichen Vorsprung vor den beiden Tochterzellen der Keimbahnzelle des vorhergehenden Teilungsschrittes. Fig. 9 zeigt die Keimbahnzelle  $D''' = S'''$  gerade in der Ausbildung der Chromosomen begriffen. An ihrem Kern ist die Zusammensetzung aus Bläschen von verschiedener Größe deutlich zu erkennen. Daß diese stets in Zweizahl („Gomeren“) vorhanden sind, wie HAECKER beschrieb, scheint mir nicht wahrscheinlich, da ich auf Schnitten meist mehr als 2 angetroffen habe. Im vorliegenden Fall besteht der Kern aus 3 Caryomeren, deren Wände eben noch sichtbar sind. Sphären haben sich bereits an 2 Kernpolen ausgebildet; um den einen Pol sind wenige kleine Körnchen gelagert.

Auf demselben Stadium der Prophase steht auch die animale Schwesterzelle der Keimbahnzelle,  $d'''$  (Fig. 10), die von dieser im vorhergehenden Teilungsschritt die Teilungsverlangsamung geerbt hat. Körnchen sind in ihr aber nicht mehr zu beobachten, auch nicht im weiteren Verlauf der Mitose.

Im Gegensatz zu diesen beiden Zellen sind alle übrigen Blastomeren, von ganz minimalen Unterschieden abgesehen, schon auf dem Stadium der Metaphase (Fig. 9 u. 10) angelangt. Die Spindelstellung ist in diesen Abbildungen nicht deutlich zu erkennen, da die Schnitte etwas schief durch den Embryo gegangen sind und so eine Orientierung der Spindelrichtung an der Brechungsfurche unmöglich ist. Besser eignet sich dazu Fig. 11, die in einem dicken Schnitt eine Aufsicht auf den vegetativen Eipol zeigt. Alle Spindeln stellen sich in latitudinalen Ebenen ein. Ihre Richtungen ergeben, wenn man sie sich bei jeder Spindel verlängert denkt, sowohl bei den 4 animalen, als auch bei den 4 vegetativen annähernd die Figur eines Quadrats. Es sind also je 2 an einer Brechungsfurche sich gegenüber liegende Spindeln parallel, und ebenso sind die im Embryo

untereinander liegenden gleich gerichtet. Die Spindel der Keimbahnzelle liegt stets so, daß die verlängert gedachte Brechungsfurche auf ihrer Richtung senkrecht steht. Die Phasendifferenz scheint auf dieser Abbildung wieder ausgeglichen zu sein, da alle Spindeln gleichzeitig in Metaphase stehen. Da aber dieses Stadium unter allen Stadien der Mitose am längsten andauert, so ist, wie im Stadium des Ruhekerns, ein Ausgleich der verschiedenen Teilungsgeschwindigkeiten nur scheinbar eingetreten, da die Keimbahnzelle eben erst die Chromosomen zur Äquatorialplatte angeordnet hat, während die anderen Blastomeren nun sogleich in die Anaphase übergehen werden. Somit liegt also doch die ganze lange Dauer der Metaphase zwischen ihnen. Sobald diese überschritten ist, wird der Phasenunterschied wieder deutlich, also auf den Stadien der Ana- und Telophase, welch letztere durch die Figg. 12 u. 13 dargestellt ist.

Fig. 12 zeigt uns in einem oberflächlichen Längsschnitt eine Seitenansicht des Embryos. Der gekrümmte Pfeil soll die Lage der vegetativen Brechungsfurche veranschaulichen, die auf den Beschauer zuläuft. Fig. 13 stellt einen Schnitt durch die Mitte des Embryos parallel zur animalen Brechungsfurche dar. Die Pfeile geben wieder Lage und Richtung der Brechungsfurche an. In allen anderen Blastomeren sind die Caryomeren der Tochterkerne schon ausgebildet und zum Teil schon miteinander zu größeren zusammengefloßen, während in der Keimbahnzelle die Chromosomen erst zu ganz kleinen Bläschen geworden sind. Die Körnchen sind während dieses Teilungsschrittes in großer Zahl am einen Pol der Spindel in  $S^{III}$  vorhanden (Fig. 12), am anderen konnte ich sie nicht feststellen.

In diesem Teilungsschritt zeigt sich somit das Körnchenphänomen zum erstenmal auf einen einzigen Teilungspol beschränkt. Auch in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle,  $d^{III}$ , die noch vom vorhergehenden Teilungsschritt her die Teilungsverlangsamung überkommen hat, ist das Körnchenphänomen bereits völlig erloschen (Fig. 10). Es ist bemerkenswert, daß dieses Auftreten der Körnchen allein an einem Tochterpol der Keimbahnzelle  $S^{III}$  mit einer wichtigen differentiellen Teilung Hand in Hand geht: die in diesem Teilungsschritt entstehende Körnchenzelle, die Stammzelle (= Keimbahnzelle)  $S^{IV}$  enthält nur noch entodermale und Urkeimzellenanlagen.

Die Scheidewände dieses Teilungsschrittes ver-

laufen meridional, jedoch nicht genau in senkrechten Ebenen, sondern etwas schief. Dadurch werden am Äquator „seitliche“ Brechungsfurchen gebildet. Es ist dies besonders bei den Zellen der Fall, die nicht breit an die polaren Brechungsfurchen anstoßen, sondern nur an ihr Ende angrenzen.

Von diesem Stadium an zeigen die Blastomeren immer mehr die Tendenz, sich während der Teilung stark abzurunden. Dadurch wird der feste Zusammenhang, der unter den Zellen der I. Teilungsschritte bestand, mehr oder weniger aufgehoben. So wird in der nächsten Zeit eine Verschiebung der Blastomeren gegeneinander leichter.

Aus dem IV. Teilungsschritt resultiert ein 16-Zellenstadium, wie es Textfig. B schematisch darstellt. Die Zellen sind alle von gleicher Gestalt und lassen keinerlei Größenunterschiede erkennen. Im Stadium der Kernruhe ist auch hier noch die Phasendifferenz scheinbar ausgeglichen. Der Embryo besteht nun aus 8 animalen und 8 vegetativen Blastomeren, also aus 2 Oktantenkomplexen, die durch den Äquator voneinander getrennt sind. Diese Oktanten sind sowohl für die Zahlenverhältnisse der Urzellen der Keimblätter, wie überhaupt für die ganze spätere Organisation des Keimes von großer Wichtigkeit, für die spezielle Organisation der Copepodenkeime sind sie viel maßgebender als die primären Quadranten.

Ihre Bezeichnungsweise erhält jetzt dadurch eine Erweiterung, daß die Tochterzellen von nun an stets durch die arabischen Exponenten <sup>1</sup> und <sup>2</sup> gekennzeichnet sind, die hinter die römischen des Teilungsschrittes gesetzt werden. Die Teilungsrichtung läßt sich daran erkennen, daß die arabischen Exponenten bei meridionaler Teilung unterstrichen (<sup>1</sup> bzw. <sup>2</sup>), bei latitudinaler nicht unterstrichen sind. Die Aufeinanderfolge der Zellen geschieht auch hier im Sinne des Uhrzeigers vom animalen Pol aus gesehen, erscheint also vom vegetativen Pol im entgegengesetzten Sinne. So bedeuten also z. B.  $a^{IV1}$ ,  $a^{IV2}$  die Tochterzellen von  $a^{III}$  nach dem IV. Teilungsschritt, der sie durch eine meridionale Furche trennte. Bei latitudinaler Durchfurchung sind die Zellen mit dem Exponenten <sup>1</sup> stets dem vegetativen Pol näher gelegen als die mit dem Exponenten <sup>2</sup>. Ich verweise an dieser Stelle auf die Untersuchung KÜHN's (1912), p. 269 und 298 f., wo diese Bezeichnungsweise ausführlich dargestellt ist.

In diesem Sinne heißen nun die 8 animalen Blastomeren des 16-Zellenstadiums:  $a^{IV1}$ ,  $a^{IV2}$ ,  $b^{IV1}$ ,  $b^{IV2}$ ,  $c^{IV1}$ ,  $c^{IV2}$ ,  $d^{IV1}$ ,  $d^{IV2}$  (Textfig. B); sie geben dem „primären“ Ectoderm den Ur-

sprung. Entsprechend lautet die Bezeichnung der 8 vegetativen Zellen:  $A^{IV1}$ ,  $A^{IV2}$ ,  $B^{IV1}$ , . . . bis  $D^{IV2}$ . Die eine Tochterzelle von  $D^{III} = S^{III}$  ist die Keimbahnzelle, die jetzt nur noch die Elemente der Urentoderm- und der Urkeimzellen enthält. Aus den späteren Symmetrieverhältnissen der beiden Tochterzellen von  $S^{III}$ , von  $D^{IV1}$  und  $D^{IV2}$  geht hervor, daß es nicht festgelegt ist, welche von beiden die Keimbahnzelle darstellt. Denn es

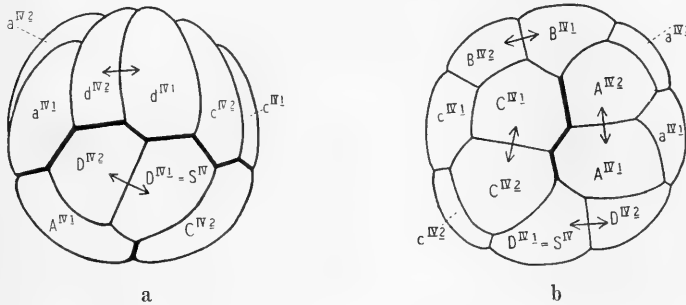


Fig. B.

Schema des 16-Zellenstadiums. a Seitenansicht, b Aufsicht auf den vegetativen Pol.

ist möglich, daß bei der Teilung von  $S^{III}$  die Körnchen bald rechts, bald links von der Verlängerung der Brechungsfurche auftreten, daß also einmal  $D^{IV1}$  zur Keimbahnzelle wird, ein andermal  $D^{IV2}$ . Dieser mögliche Unterschied ruft aber im weiteren Verlauf der Furchung keine wesentliche Änderung hervor, wie wir später sehen werden. Die von mir gezeichneten Bilder beziehen sich meist auf Fälle, in denen  $D^{IV1}$  Keimbahnzelle ist. Dieser Fall ist daher auch im Folgenden der Darstellung zugrunde gelegt.

Die übrigen vegetativen Blastomeren vereinigen das Material für das „sekundäre“ Ectoderm und Mesoderm in sich, sind also Meso-Ectodermzellen. Zu ihnen gehört auch die körnchenfreie Tochterzelle von  $S^{III}$ , in unserem Falle  $D^{IV2}$ .

Es sei hier kurz etwas über die in meinen Abbildungen angewendeten Farbtöne bemerkt (Fig. 12). Die Keimbahnzelle erhielt vom IV. Teilungsschritt an einen grünen Ton, der bei der aus ihr dann entstehenden Urkeimzelle beibehalten wurde. Die animalen Ectodermzellen wurden blau, die Meso-Ectodermzellen grau getönt. Durch das Auftreten von Mesoderm- und Entodermelementen mußte

ich später noch mehr Farbtöne anwenden, die ich dann an jener Stelle anführen werde.

### V. Teilungsschritt (16-31-/32-Zellenstadium).

In diesem Teilungsschritt kommt nun zum erstenmal auch der polare Phasenunterschied der Zellen zum Ausdruck. Zuerst treten die animalen Blastomeren in Teilung und erhalten so einen in diesem Stadium noch nicht sehr bedeutenden Vorsprung vor den vegetativen. In Fig. 14 ist ein etwas schiefer Anschnitt des vegetativen Eipols abgebildet, der diese Verhältnisse dartut. Die animalen Zellen sind schon durchgeteilt und durch Scheidewände getrennt. Die Caryomeren der Tochterkerne lassen zwischen sich noch Reste der Spindel erkennen. Die vegetativen Zellen stehen alle noch in Ana- und Telophase.

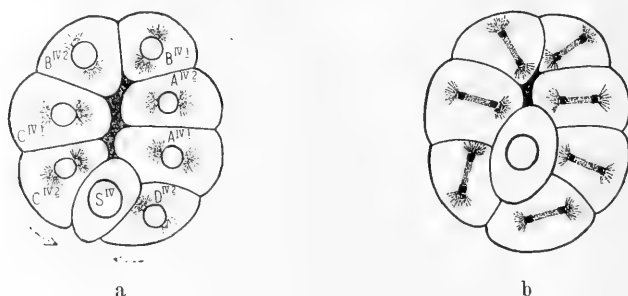


Fig. C. 16-31-Zellenstadium, Schema.  
a erste Phase der Verlagerung, b zweite Phase.

In der animalen Keimeshälfte einerseits und in der vegetativen andererseits teilen sich die Blastomeren im großen und ganzen unter sich synchron. Die Keimbahnzelle hat jetzt gegenüber allen übrigen Zellen des Embryos eine sehr starke Verzögerung erhalten, die im Vergleich mit den animalen Blastomeren einen ganzen Teilungsschritt ausmacht. Die ihren Kern bildenden Caryomeren treten eben erst in Prophase ein, wenn sie dort schon zum Ruhekern zusammenfließen (Fig. 14).

Die Spindelstellung ist nun nicht mehr so regelmäßig wie in den vorhergehenden Teilungsschritten. Im allgemeinen, kann man sagen, stellen sich die Spindeln so ein, daß ihre Richtung auf den zugehörigen Pol zuläuft (Textfig. C). Abweichungen von dieser Regel sind häufig, da sich während dieses Teilungsschrittes ein Ver-

schiebungsprozeß der Zellen vollzieht, der einen wichtigen Platzwechsel der Keimbahnzelle und ihrer Schwesterzelle zur Folge hat. Die Zellen  $D^{IV1} = S^{IV}$  und  $D^{IV2}$  lagen unmittelbar nach ihrer Sonderung im vorhergehenden Teilungsschritt nebeneinander (Fig. 12, Textfig. B). Nun rücken sie in meridionaler Richtung hintereinander. Während sich die Zellen  $A^{IV1}$ ,  $A^{IV2}$ ,  $B^{IV1}$ ,  $B^{IV2}$ ,  $C^{IV1}$  und  $C^{IV2}$  zur Teilung anschicken und sich dabei stark abrunden, schiebt sich die Keimbahnzelle, die noch in Ruhe verbleibt, nach dem Pol zu in die Brechungsfurche vor, in der der Zusammenhang der Zellen gering ist (Textfig. Ca). Dabei wölben sich ihre Nachbarn  $C^{IV2}$  und  $D^{IV2}$  am Äquator gegeneinander und kommen schließlich zur Berührung, während  $S^{IV}$  gänzlich vom Äquator abgedrängt wird (Textfig. Cb).  $D^{IV2}$  stellt ihre Spindel, abweichend von der meridionalen Richtung der übrigen Blastomeren, latitudinal ein. Es hängt dieses Verhalten damit zusammen, daß diese Zelle in der latitudinalen Richtung ihre größte Ausdehnung hat, die ihrerseits die Einstellung der Spindel beeinflußt (Textfig. C und Fig. 14).

Bei Beginn ihrer Wanderung stand die Urkeimzelle innerhalb der vegetativen Kalotte nur mit den Zellen  $A^{IV1}$ ,  $C^{IV2}$  und  $D^{IV2}$  in Berührung (Fig. 12, Textfig. Bb u. Ca). Nun hat sich mit dem Hineinrücken in die Brechungsfurche eine Berührung mit weiteren vegetativen Zellen hergestellt, zunächst mit  $A^{IV2}$  und  $C^{IV1}$  (Fig. 14, Textfig. Cb), so daß jetzt die Urkeimzelle von 5 vegetativen Blastomeren umlagert wird. Die Zellenzahl in diesem Kranz wird noch größer, wenn die Urkeimzelle im nächsten Teilungsschritt an den Pol selbst vorrückt und dabei auch mit dem am fernsten liegenden B-Quadranten in Berührung kommt.

Die Teilung ist, wie ich oben schon erwähnt habe, zuerst in den animalen Zellen abgelaufen. Danach teilen sich die Blastomeren des vegetativen Pols mit Ausnahme der Keimbahnzelle durch. Sie liefern, der Spindelstellung gemäß, durch annähernd latitudinale Furchen je 1 polare und 1 äquatoriale Tochterzelle, deren Bezeichnung dem oben angeführten Prinzip folgt (Textfig. D). So teilt sich z. B. die Zelle  $A^{IV2}$  des 16-Zellenstadiums in  $A^{V21}$ , die polar liegt, und  $A^{V22}$ , die äquatorial liegt (Textfig. D). Der Embryo besteht also in diesem Augenblick aus 31 Zellen: 16 in der animalen, 15 ( $14 + S^{IV}$ ) in der vegetativen Keimeshälfte gelegenen.

Erst während der letzten Teilungsphasen der übrigen Blastodermzellen schickt sich die Keimbahnzelle zum V. Teilungsschritt

an, den sie aber erst dann ausführt, wenn alle übrigen Blastomeren des Keimes schon ihre Tochterkerne rekonstruiert haben. Diese Teilung der Keimbahnzelle ist von großer Bedeutung: durch sie wird das Material für die Urentodermzellen von dem Urkeimzellenmaterial, mit dem jenes bisher in der „Stammzelle“ vereinigt war, getrennt. In Fig. 15, einem Sagittalschnitt durch den Embryo, ist die Spindel der sich teilenden Keimbahnzelle in Metaphase ausgebildet. Die Körnchen sind hier stets nur um den einen Pol gelagert; dieser entspricht der Urkeimzelle  $Kz^V$ , der körnchenfreie Pol der Urentodermzelle  $En^V$ . Letzterer und ihren Abkömmlingen habe ich in den Abbildungen einen gelben Farbton gegeben. Die Spindel ist immer gegen den Pol gerichtet, entsprechend der Wanderungsrichtung der Keimbahnzelle, und die Teilung geschieht in der Weise, daß die entstehende Urkeimzelle dem Pole näher liegt als die Urentodermzelle (Textfig. D).

So schließt der V. Teilungsschritt ab mit einem 32-Zellenstadium, in dem die Sonderung der Urkeimzelle vom somatischen Material vollzogen ist. Die 16-Zellen der animalen Keimeshälfte:  $a^{V11}$ ,  $a^{V12}$ ,  $a^{V21}$ ,  $a^{V22}$ ,  $b^{V11}$ , ... bis  $d^{V22}$  liefern das „primäre“ Ectoderm. Die 14 vegetativen Blastomeren sind um Urentoderm- und Urkeimzelle in 2 Ringen angeordnet; der äußere Ring — die Zellen  $A^{V12}$ , ... bis  $D^{V22}$  — liefert „sekundäres“ Ectoderm, der innere besteht aus 7 Meso-Ectodermzellen:  $A^{V11}$ , ... bis  $D^{V21}$ , und läßt Mesoderm und Ectoderm aus sich hervorgehen. Meso-Ectodermzellen sind in meinen Abbildungen grau, Mesodermzellen rot getönt. In Abbildungen, wo die Grenze zwischen animaler und vegetativer Keimeshälfte undeutlich ist, wie z. B. in Fig. 15 und 18, sind alle Blastomeren mit Ausnahme der Urentoderm- und Urkeimzelle grau getönt. Einen grauen Farbton gab ich auch „sekundären“ Ectodermzellen; nur in Fig. 16 u. 17 sind sie zur besseren Unterscheidung mit einer violetten Tönung versehen. Späterhin unterschied ich nicht mehr zwischen „primärem“ und „sekundärem“ Ectoderm, sondern tönte das gesamte Ectodermmaterial grau.

Es ist die Norm, daß, wie oben geschildert, in diesem Stadium 7 sekundäre Ectoderm- und 7 Meso-Ectodermzellen vorhanden sind. Es können aber auch Abweichungen vorkommen, die sich dann im Verlauf der nächsten Teilungsschritte geltend machen. Es kann nämlich vorkommen, daß im *B*-Quadranten nur eine Zelle als Meso-

Ectodermzelle auftritt, während die andere nur noch „sekundäres“ Ectoderm enthält. In diesem Falle sind nur 6 Meso-Ectodermzellen vorhanden. Auf der anderen Seite kann im *D*-Quadranten außer  $D^{V21}$  auch noch  $D^{V22}$  mesodermales Material liefern, so daß die Zahl der Meso-Ectodermzellen sich auf 8 (bzw. 7 nach Ausfall eines *B*-Oktanten) erhöht. Erst bei der Bildung der Mesodermzellen wird jedoch die prospektive Bedeutung der Zellen dieses Stadiums klar. Offenbar ist das Zahlenverhältnis der Meso-Ectodermzellen hier noch nicht festgelegt. Wir werden auf die Erklärung dieser verschiedenen Möglichkeiten später noch zurückkommen müssen.

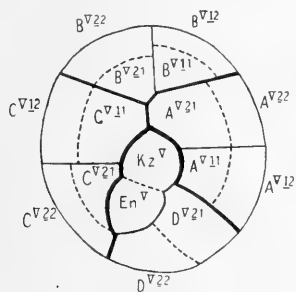


Fig. D.

Schema des Furchungsverlaufes in der vegetativen Keimeshälfte bis zum Stadium  $30 + EnV + KzV$ .

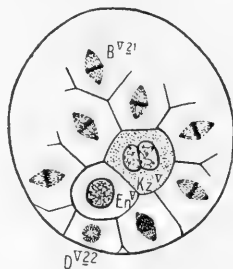


Fig. E.

Ende des VI. Furchungsschrittes. Teilung der Kranzzellen.

## 2. Abschnitt.

### Bis zur Sonderung der Mesodermringe.

#### VI. Furchungsschritt (32-62-/63-Zellenstadium).

Es lassen sich jetzt zwei Arten von Phasendifferenz deutlich unterscheiden: einmal die polare Phasendifferenz, die vom animalen zum vegetativen Pol (innerhalb der Meridiane) ansteigt, und dann im Umkreis des vegetativen Pols die Differenz zwischen Zellen verschiedener prospektiver Bedeutung. Das Zusammenwirken dieser beiden Unterschiede nimmt dem Furchungsverlauf die Einheitlichkeit, die in den ersten Stadien noch zu beobachten war und sich durch die Gleichzeitigkeit der Teilungen äußerte. Zuerst treten in diesem Teilungsschritt die animalen Blastomeren in Teilung ein, und von diesen gehen wiederum die zunächst dem Pol gelegenen voraus. Man erhält so den Eindruck des Vorfließens einer Teilungswelle vom animalen Pol in meridionaler Richtung zum vegetativen. So ist am animalen Pol die Teilung



dann schon vollendet, wenn die vegetativen Blastomeren gerade damit begonnen haben. Diese Verhältnisse erläutert uns Fig. 16, eine Aufsicht auf den vegetativen Eipol, etwas schief von der Seite des *D*- und *d*-Quadranten aus gesehen. Die animalen Zellen zeigen späte Telophasen, während unter den vegetativen Zellen die am weitesten vorgeschrittenen erst die Äquatorialplatte gebildet haben.

Eine zweite Art der Phasendifferenz hängt mit der prospektiven Bedeutung der verschiedenen vegetativen Quadranten zusammen. Aus dem *D*-Quadranten sind Urentoderm- und Urkeimzelle hervorgegangen. In ihnen wird die Teilungsverzögerung nach dem „Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz“ (HAECKER, 1897) immer größer. Wir sehen sie deshalb noch lange in Ruhe bzw. Prophase verharren (Fig. 16). Hinter den übrigen Blastomeren sind jedoch auch die Tochterzellen der Schwesterzelle von  $S^{IV}$  zurückgeblieben ( $D^{V21}$  und  $D^{V22}$  in Fig. 16). In ihnen treten eben die Chromosomen hervor, wenn die anderen vegetativen Blastomeren schon die Spindel ausgebildet haben.

HAECKER'S „Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz“ gilt nur für  $En^V$  und  $Kz^V$ , da die Schwesterzellen der Keimbahnzelle die übrigen Blastomeren der vegetativen Kalotte allmählich wieder einholen. Ganz gelingt ihnen dies allerdings noch längere Zeit nicht, da der Phasenunterschied auch auf späten Furchungsstadien noch wahrnehmbar ist.

Die Spindelstellung zeigt in diesem Teilungsschritt keine strenge Regelmäßigkeit mehr. Nur in den Blastomeren, die am vegetativen Pol die Urentoderm- und Urkeimzelle umlagern, ist eine gewisse Gesetzmäßigkeit zu bemerken. Die Spindeln sind gegen den Pol bzw. gegen diese beiden Zellen hin gerichtet, die in der Brechungsfurche nach dem Pol zu rücken (Fig. 16, Textfig. E). Ihre Spindelstellung folgt also diesmal nicht der Perpendikularitätsregel. Sie sollten sich in diesem Teilungsschritt wie die übrigen Blastomeren durch eine meridionale Furche teilen; ihre Teilungsebene verläuft aber äquatorial, wie es auch in der unten folgenden Bezeichnung zum Ausdruck kommt. Alle diese Zellen, die Urentoderm- und Urkeimzelle berühren, wurden im vorhergehenden Teilungsschritt nach dem Pol zu abgeschnürt.

Während dieses Teilungsschrittes wird also die Urkeimzelle und Urentodermzelle von einer Anzahl vegetativer Blastomeren umlagert, deren Zahl durch die Wanderung der Urkeimzelle in der Richtung der Brechungsfurche bestimmt wird. Fig. 16, in der der Äquator

infolge der verschiedenen Phasendifferenzen deutlich hervortritt, erlaubt es, die Natur der angrenzenden Zellen (ich werde sie kurz als „Kranzzellen“ bezeichnen) festzustellen. Es sind die Zellen:  $A^{V11}$ ,  $A^{V21}$ ,  $B^{V21}$ ,  $C^{V11}$ ,  $C^{V21}$ ,  $D^{V22}$ ,  $D^{V21}$  (vgl. auch Textfig. E). Am Ende dieser Teilung werden  $En^V$  und  $Kz^V$  umringt von den polaren Tochterzellen ( $A^{VI111}$ ,  $A^{VI211}$ ,  $B^{VI111}$ , ... bis  $D^{VI211}$ ) der eben aufgezählten Kranzzellen. Diese stellen nunmehr Urzellen eines Mesodermringes dar, der vollständig um  $En^V$  und  $Kz^V$  geschlossen ist. Ich gebe im Anschluß an die Terminologie von KÜHN (1912, p. 278) den Mesodermzellen nun eine Sonderbezeichnung: wenn sie nur schlechthin gegenüber den anderen Blastomeren gekennzeichnet werden sollen, nenne ich sie  $M$  mit Zusetzung des jeweils letzten Teilungsschrittes, also nun  $M^{VI}$ . Wird eine bestimmte Zelle des Ringes als solche bezeichnet, so wird  $M$  vor ihre gewöhnliche Furchungsformel gesetzt, also z. B.  $MA^{VI111}$ ,  $MA^{VI211}$  etc.

Die Zellenzahl dieses Mesodermringes kann nun, wie früher schon angedeutet, zwischen 6 und 8 mit 7 als weitaus häufigster Zahl wechseln. Es zeigt sich also die Zahl der Urzellen des Mesodermringes nicht streng determiniert, und wir müssen überlegen, wie dieses merkwürdige Schwanken der prospektiven Bedeutung einer Organanlage innerhalb eines sonst so streng determinierten Entwicklungsverlaufes zu erklären ist.

Die Mesodermzellen sind in diesem Stadium ausgezeichnet durch ihre Lage in einem einfachen, geschlossenen Ring und unterscheiden sich künftighin von allen übrigen Blastodermzellen durch ein eigentümliches Teilungstempo und eine streng geregelte Teilungsrichtung. Offenbar können nur solche Zellen zu Mesodermzellen werden, die unmittelbar mit der Urentoderm- und Urkeimzelle in Berührung stehen. Das erste Merkmal, woran sie zu erkennen sind, ist somit ihre Lage (Fig. 27–30). In den Quadranten  $A$ ,  $B$  und  $C$  können in Berührung mit  $En^V$  und  $Kz^V$  nur lauter polare Teilstücke der Oktanten  $A^1$ ,  $A^2$ ,  $B^1$ ,  $B^2$ ,  $C^1$ ,  $C^2$  kommen. Denn in den polaren Abschnitten dieser Oktanten sind bisher nur äquatoriale Teilungen abgelaufen.

Wenn die Urentoderm- und Urkeimzelle die ganze Ausdehnung der Brechungsfurche einnehmen, so können sämtliche Oktanten in Berührung mit dieser polaren Zellengruppe kommen. Es würden also dann nach der VI. Teilung die polaren Stücke aller dieser Oktanten ( $A^{VI111}$ ,  $A^{VI211}$ ,  $B^{VI211}$ ,  $C^{VI111}$ ,  $C^{VI211}$ ) um  $Kz^V$  und  $En^V$  gelagert sein. Im D-Quadranten standen beim Beginn der Wanderung

die Zellen  $D^{V21}$  und  $D^{V22}$  (Fig. 16 u. Textfig. D) mit der Urentoderm- und Urkeimzelle in Verbindung. Bei der weiteren Verschiebung in der Richtung der Brechungsfurche können nun entweder diese beiden Zellen an der Berührung weiterhin Anteil behalten, oder die eine wird zurückgelassen, während die andere noch an die polare Zellgruppe heranreicht. Im ersteren Falle werden nun 8, im letzteren 7 Kranzzellen vorhanden sein. Entsprechend der Zahl der Kranzzellen müssen sich 8 oder 7 Kranzzellen der nächsten Generation bilden, die dann Mesodermzellen darstellen. Ein Wechsel in der Mesodermzellenzahl kann also nach dem Vorhergehenden zunächst durch die verschiedene Lagerung von  $D^{V22}$  zustande kommen. Ein weiterer Wechsel jedoch wird dadurch möglich, daß die Urkeimzelle bei ihrer Wanderung offenbar nicht immer beide polaren Zellen der B-Oktanten erreicht. Das möchte man z. B. in dem den Fig. 16 u. 17 zugrunde liegenden Fall vermuten, obschon dort die Zellverschiebung noch nicht ganz zu Ende ist. Die Zellen  $A^{V11}$ ,  $A^{V21}$ ,  $B^{V21}$ ,  $C^{V11}$ ,  $C^{V21}$ ,  $D^{V22}$ ,  $D^{V21}$  liegen bereits in einem völlig geschlossenen Ring um die Urentoderm- und Urkeimzelle, während  $B^{V11}$  (Fig. 17) aus dem Kranze ausgeschlossen ist und zwischen den äquatorialwärts abgeschnürten sekundären Ectodermzellen Platz gefunden hat.

Worauf beruht nun die wechselnde Lagerung einmal der Zelle  $D^{V22}$  und dann der polaren Zelle des einen B-Oktanten? Man kann an Verschiedenheiten denken, die bei der Verschiebung der fertigen Blastomeren gegeneinander zufällig herauskommen. Ursache davon kann aber auch ein Wechsel in der Spindeleinstellung sein, der seinerseits wieder durch die Form der verschieblichen Blastomeren bestimmt wird. In der Zelle  $D^{V12}$  (Fig. 14, Textfig. Ca, b) stellt sich die Spindel ein, während die Zelle ihren Platz mit der Urkeimzelle tauscht, und man findet verschiedene Neigungen der Spindelrichtung zur Meridionalen. Davon wird es abhängen, ob die spätere Furche mehr meridional oder mehr latitudinal durchgreift und somit beide Tochterzellen gleichermaßen an einer Berührung mit der Urentoderm- bzw. Urkeimzelle teilhaben oder ob das eine Stück mehr nach dem Äquator abgedrängt wird. Im letzteren Falle würde es leicht sein, daß  $D^{V22}$  außer Berührung mit der polaren Zellengruppe kommt.

Aber auch im B-Quadranten sind nicht beide Oktanten gleichgünstig für eine Berührung mit der polaren Zellgruppe gestellt.  $B^{III}$  stößt an das Ende der Brechungsfurche an, und die IV. Teilungs-

wand trifft meist mehr oder weniger schief verlaufend, nicht unmittelbar auf das Ende der Brechungsfurche auf (Textfig. B), sondern mehr schief auf die Wand des *A*- bzw. *C*-Quadranten. Je nach dem Grade dieser Schiefstellung wird es leicht möglich sein, daß entweder  $B^{V11}$  (Fig. 17) oder  $B^{V21}$  (Textfig. E) außer Berührung mit  $Kz^V$  und  $En^V$  bleibt. Wenn sowohl  $B^{V11}$  bzw.  $B^{V21}$  als auch  $D^{V22}$  nicht mehr an die polare Zellengruppe heranreichen, so müssen 6 Kranzzellen und 6 Mesodermzellen resultieren.

Die Tatsache, daß stets nur dann die polaren Teilstücke der Oktanten zu Mesodermelementen werden und sich durch ihr Teilungstempo alsbald als Zellen gleicher prospektiver Bedeutung erkennen lassen, wenn sie an die Urentoderm- bzw. Urkeimzelle anstoßen, muß zu der Frage Anlaß geben, was nun eigentlich der determinierende Anstoß für ihr späteres Schicksal ist. Man kann entweder annehmen, daß die Lage, die sie durch gewisse Zufälligkeiten erreicht haben, ihnen ihr späteres Schicksal aufzwingt, oder aber daß dieselbe Einwirkung, die sie in diese Lage gebracht hat, auch ihren Charakter bestimmt. Wie wir sehen, ist die Einnahme ihrer Lage in erster Linie durch die Richtung bestimmt, in der sich ihre Mutterzellen bzw. Großmutterzellen geteilt haben.

Könnte die Richtung dieser Teilung nun an sich schon determinierenden Charakter haben? Es scheint dies denkbar im Hinblick auf das, was eine Vergleichung der Determination der Mesodermzellen bei verschiedenen anderen Crustaceen ergeben hat (vgl. КҮНН, 1912, p. 308). Wenn wir uns nämlich vorstellen, daß eine polar gelegene Substanzkalotte im ungefurchten Ei vorhanden ist, die nachher auf die Furchungszellen ausgeteilt wird, und daß sie dadurch, daß ihre Substanz in bestimmte Blastomeren hineingelangt, deren Charakter als Mesodermzellen bestimmt, so könnte sehr wohl ein Wechsel der Teilungsrichtung auch ihre verschiedene Ausrüstung mit einer solchen polar gelagerten Substanz bestimmen. Ein Blick auf die schematische Textfig. F zeigt, daß die polaren Stücke der *A*- und *C*-Oktanten, die breit an die Brechungsfurche anstoßen, stets gleichmäßig mit dieser gedachten Substanz versehen sein müssen. Die beiden *B*-Oktanten aber werden bei einem schiefen Verlauf der sie trennenden Furche sehr ungleich dieser Substanz teilhaftig. Ebenso wird auch in der Zelle  $D^{V22}$  (Textfig. Ca, b) der Grad der Neigung der Spindel es bestimmen, ob  $D^{V22}$  noch etwas von der Substanzkalotte mitbekommt oder nicht.

Welche von diesen beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, läßt sich

nicht streng entscheiden. Ob nun aber in der Lagebeeinflussung durch die benachbarten Zellen oder in der wechselnden Ausrüstung mit einer bestimmten Substanz der determinierende Faktor für die Kranzzellen liegen mag, jedenfalls haben wir bei der Entstehung der Urmesodermelemente von *Cyclops viridis* einen Übergang von der determinativen Entwicklung zur undeterminativen vor uns. Die Zellen  $A^{VI111}$ ,  $A^{VI211}$ ,  $C^{VI111}$ ,  $C^{VI211}$ ,  $D^{VI211}$  werden stets zu Mesodermzellen. Die Zellen  $B^{VI211}$  bzw.  $B^{VI111}$  und die Zelle  $D^{VI222}$  können zu Mesodermelementen werden, sie können aber auch Hand in Hand mit einer anderen Lagerung im Keim Ectodermzellen darstellen.

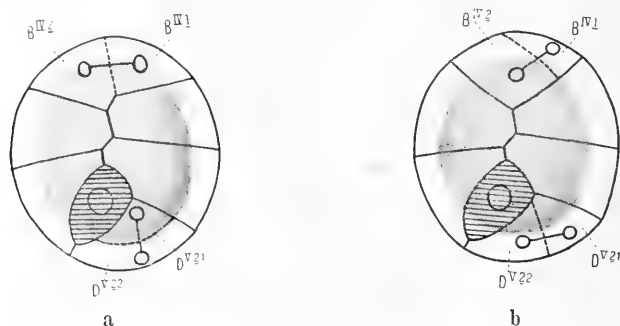


Fig. F.

Schema zur Veranschaulichung der Verteilung einer hypothetischen, polaren Substanzkalotte. Im  $B$ -Quadrant ist die Spindelstellung während des IV., im  $D^2$ -Oktaanten die Spindelstellung während des V. Teilungsschrittes eingetragen. Erklärung im Text.

Noch in anderer Beziehung ist eine doppelte Möglichkeit des Furchungsverlaufes zu erwähnen, die durch einen Vergleich der Figg. 16 u. 18, die beide eine Aufsicht auf den vegetativen Pol des Embryos darstellen, erläutert wird. Man erkennt leicht, daß die gegenseitige Lage der Urentoderm- und Urkeimzelle in beiden Figuren sich wie Bild und Spiegelbild verhält. Das eine Mal (Fig. 16) wandern  $Kz^V$  und  $En^V$  von rechts her in das Zentrum der Kranzzellen, das andere Mal (Fig. 18) von links her. Diese Tatsache kann nur darin ihren Grund haben, daß die Stammzelle  $S^V$  einmal aus der rechten, ein andermal aus der linken Tochterzelle hervorging (vgl. S. 119). Der Teilungsschritt, in dem sich dies entschied, ist also der IV. Für den weiteren Verlauf der Furchung ist die geschilderte Verschiedenheit von keiner wesentlichen Be-

deutung. Denn es ist ja gleichgültig, ob  $Kz^V$  und  $En^V$  von links her oder von rechts her in den Ring der Kranzzellen eintreten, da sich dieser doch schließt und die beiden Zellen sich schließlich meridional anordnen.

In Fig. 18 ist der Verlauf des Äquators nicht mehr genau zu bezeichnen; ich habe deshalb, wie schon oben angedeutet, die unterschiedliche Tönung der animalen (blauen) und vegetativen (grauen) Ectodermzellen fallen lassen und bezeichne von nun alles Ectoderm mit grauer Farbe.

Während der Teilung der Blastodermzellen haben sich an der Urentodermzelle und an der Urkeimzelle Sphären ausgebildet. Aber die Verzögerung im Teilungstempo hat sich bei diesen beiden Zellen jetzt so gesteigert, daß sie noch in Ruhe sind, wenn in allen übrigen Zellen des Embryos die Teilung schon ganz abgelaufen ist. Somit folgt auf das 32-Zellenstadium ein solches von 62 Zellen, bestehend aus 53 Ectodermzellen, 7 Mesodermzellen, der Urentoderm- und der Urkeimzelle. (Ich nehme hier, wie auch im Folgenden, der Einfachheit halber an, es seien stets 7 Mesodermzellen.)

Allmählich bildet nun die Urentodermzelle auch ihre Spindel aus und tritt in Mitose ein, um den VI. Teilungsschritt nachzuholen (Fig. 19). Sie läßt durch eine meridionale Furche die 2 Urentodermzellen  $En^{VI1}$  und  $En^{VI2}$  aus sich hervorgehen. Fig. 20 zeigt die Teilung der Urentodermzelle auf einem Sagittalschnitt.

Die Urkeimzelle läßt auch während dieser Vorgänge keine Veränderung an ihrem Kern erkennen.

So schließt dieser Teilungsschritt ab mit einem 63-Zellenstadium. Im Embryo sind nun die Anlagen aller Keimblätter gesondert: das Ectoderm entspringt aus 53 Zellen, aus den 32 primären Ectodermzellen der animalen Keimeshälfte und 21 sekundären Ectodermzellen der vegetativen Keimeshälfte. Am vegetativen Pol liegt die Urkeimzelle  $Kz^V$  und die beiden Urentodermzellen  $En^{VI1}$  und  $En^{VI2}$ . Das Mesoderm besteht aus 7 Zellen, die zu einem vollständigen Ring um  $Kz^V$ ,  $En^{VI1}$  und  $En^{VI2}$  angeordnet sind.

An dieser Stelle ist es nun möglich, über die Achsenverhältnisse des Embryos etwas Bestimmtes auszusagen. Die Richtung der Sagittalachse fällt zusammen mit der Wanderungsrichtung der Urkeimzelle und Urentodermzelle. Senkrecht darauf stehend verläuft, ebenfalls meridional, die Querachse.

Über das „Vorn“ und „Hinten“ des Keimes läßt sich auch jetzt nicht entscheiden. Es ist sogar zweifelhaft, ob darüber ein Rückschluß vom fertigen Tier zum Ziele führt, da nach der Gastrulation die einzelnen Quadranten nicht mehr zu erkennen sind.

#### VII. Furchungsschritt (63-116-/123-/125-Zellenstadium).

Die Teilung beginnt wieder am animalen Pol, von dem aus sie in Form einer Welle über die ganze Blastosphaera hinwegläuft. Fig. 21 stellt ein solches Stadium dar. Wir sehen, wie am animalen Pol die Zellen schon in Telophase stehen; je weiter wir uns dem Äquator des Embryos nähern, desto mehr treffen wir Zellen in den Anfangsstadien der Mitose an. Die Zellen um den vegetativen Pol sind noch alle in Ruhe.

Die Spindeln müßten sich nach der Perpendikularitätsregel in diesem Teilungsschritt in meridionalen Ebenen einstellen. Doch tritt eine solche Regelmäßigkeit nur in vereinzelt Fällen auf, da nunmehr die Platzfrage die Spindelstellung vorschreibt.

Die Teilungswelle läuft nicht gleichmäßig über den Embryo hinweg. Sie hat auf einer Seite meist eine größere Geschwindigkeit als auf der anderen und gelangt hier infolgedessen rascher an den Mesodermring. Vermutlich handelt es sich hier um Phasenverschiedenheiten zwischen den Quadranten, wie sie von KÜHN bei *Polyphemus* und von MÜLLER-CALÉ bei *Cypris* beschrieben wurden. Bei *Cyclops viridis* lassen sie sich nicht genauer verfolgen, da in diesen Stadien eine Abgrenzung der Quadranten unmöglich ist.

Sehr deutlich zeigt sich in Fig. 21 die starke Abrundung der Blastomeren während der Teilung. Hand in Hand mit dieser geht eine eigenartige Verlängerung der Zellen um den vegetativen Pol in die Furchungshöhle hinein. Diese Zellen bilden gewissermaßen einen Pfropf, mit dem die Furchungshöhle abgeschlossen ist. Gegenüber den sich teilenden animalen Zellen bleiben sie in festem Zusammenhang; sie erscheinen auch durch den seitlichen Druck jener zusammengepreßt und deformiert. Die Furchungshöhle erhält durch das Einragen jener Zellen, die sie auf der Unterseite fast horizontal begrenzen, die Gestalt einer halben Hohlkugel.

Dieser vegetative Zellenkomplex besteht in diesem Augenblick des Teilungsschrittes aus der Urkeimzelle, den beiden Entodermzellen, den Mesoderm- und einigen benachbarten Ectodermzellen. In Fig. 21 ist er noch ganz in Ruhe. In Fig. 22 und 23 ist die Teilungswelle eben bei den Zellen des Mesodermringes ( $MA^{VI11}$ ),

$MA^{VI211}$ ,  $MB^{VI111}$ , ... bis  $MD^{VI211}$ ) angelangt; sie stehen alle mit entsprechend starker Abrundung in Mitose, während die übrigen Blastodermzellen sämtlich in Teilungsrufe sind und mit polygonaler Außenfläche aneinander stoßen. Die Spindeln des Mesodermringes sind gegen den Pol gerichtet, der durch die Urkeimzelle bezeichnet ist; sie stehen also streng meridional. Alle zeigen etwa dasselbe Stadium der Mitose. Der geringe Phasenunterschied, den wir beobachten, rührt vielleicht von der Abkunft der betreffenden Zellen aus verschiedenen Quadranten.

Durch die Teilung des Mesodermringes erhält der Embryo dann 2 Kränze von Mesodermzellen, die die Entodermzellen und die Urkeimzelle einschließen. Der äußere Kranz besteht aus den Zellen:  $MA^{VII112}$ ,  $MA^{VII2112}$ , ... bis  $MD^{VII2112}$ , der innere aus:  $MA^{VII111}$ ,  $MA^{VII2111}$ , ... bis  $MD^{VII2111}$ .

Die Urkeimzelle verharrt noch immer im Ruhestadium (V.).

Am Kern, der die Kerne der anderen Blastomeren an Größe bedeutend überragt, ist noch keine Vorbereitung zu einer Teilung zu beobachten. Dagegen beginnt  $Kz^V$  jetzt wieder eine Wanderung; sie gleitet neben den beiden Entodermzellen ins Innere des Embryos. In Fig. 20 u. 21 ist die beginnende Verlagerung schon angedeutet. Die Urkeimzelle hat sich mehr und mehr abgerundet, ihr Kern ist in zentripetaler Richtung von der Peripherie in das Zellinnere gelangt. An dem der Wanderung vorangehenden Ende ist die Zelle etwas zugespitzt, wohl zur Hervorbringung einer Keilwirkung, durch die sich  $Kz^V$  den Weg bahnen muß. Durch diese Veränderung sind die benachbarten Entodermzellen eingebuchtet. Eine folgende Phase dieses Vorganges ist in Fig. 22 wiedergegeben. Die Urkeimzelle stößt noch an die Oberfläche des Embryos. Aber ihr Kern liegt schon auffallend weit von der Peripherie entfernt; die Hauptmasse der Zelle ist schon nach innen verschoben, was aber auf diesem Schnitt nicht zu sehen ist. Dasselbe demonstriert auch Fig. 23. Der Zellkern ist eben noch angeschnitten, er liegt also wesentlich tiefer als die Kerne der übrigen Zellen.

Die Sagittalebene des Embryos ist in diesem Stadium noch deutlich zu erkennen. Sie verläuft in der Richtung, in der die Entodermzellen und die Urkeimzelle hintereinander liegen. Mit der gänzlichen Verlagerung der letzteren ins Innere wird dann aber die Bestimmung ihrer Richtung unmöglich.

Nachdem der VII. Furchungsschritt auch im Mesodermring abgelaufen ist, besteht nun der Embryo aus insgesamt 123 Zellen,



die sich folgendermaßen verteilen: 106 Ectodermzellen, 14 Mesodermzellen, in 2 Kränzen zu je 7 angeordnet um die 2 Entodermzellen ( $En^{VI}$ ) und die Urkeimzelle ( $Kz^V$ ). Inzwischen haben sich die beiden Entodermzellen auch zur Teilung vorbereitet. Durch die zunehmenden Phasendifferenzen lassen sich immer weniger einheitliche Teilungsschritte als Ganzes voneinander abgrenzen. Häufig setzt am animalen Pol schon der VIII. Teilungsschritt des Blastoderms ein, wenn die beiden Entodermzellen erst in die VII. Teilung eintreten. In anderen Fällen schließen die Entodermzellen den VII. Teilungsschritt schon ab, bevor der folgende am entgegengesetzten Pol einsetzt. Die Spindeln der Entodermzellen stehen etwa in der Richtung der Sagittalachse des Embryos (Fig. 24), also meridional, folgend der Perpendikularitätsregel, da im vorhergehenden Teilungsschritt 2 nebeneinander liegende Blastomeren entstanden. Nachdem die latitudinalen Wände durchgeschnitten haben, sind die Anlagen des Entoderms nun also auf 4 Zellen ( $En^{VII1}$ ,  $En^{VII2}$ ,  $En^{VII21}$ ,  $En^{VII22}$ ) verteilt, der Embryo besteht jetzt aus insgesamt 125 Zellen.

Schon während dieser Vorgänge in den Entodermzellen kann sich auch die Urkeimzelle  $Kz^V$  vorbereiten, den VI. Teilungsschritt endlich nachzuholen. Sie hat jetzt meist ihre Verlagerung ins Innere des Embryos schon vollendet. Während der Teilung der beiden Entodermzellen ist sie neben diesen in die Tiefe gesunken, wo sie jetzt in dem vegetativen Zellpfropf irgendwo zwischen den inneren Enden der Zellen eingekeilt liegt. Ihren Platz an der Oberfläche des Keimes haben die Tochterzellen der beiden Entodermzellen eingenommen, die, während sie stark abgerundet an der Oberfläche lagen, wohl auch aktiv die Urkeimzelle nach innen gedrängt haben mögen.

Die Teilung der Urkeimzelle geht sehr langsam vor sich, da sich auch das Teilungstempo innerhalb der Mitose bedeutend verzögert hat. Was den Zeitpunkt des Eintritts dieser Teilung anbelangt, so bestehen wie bei den Entodermzellen zeitliche Schwankungen. Es ist nicht festgelegt, in welchem Zeitpunkt des VII. oder VIII. Teilungsschrittes der übrigen Blastodermzellen die Urkeimzelle in Mitose eintritt. Vielmehr ist die vollendete Teilung der beiden Entodermzellen in 4 der Zeitpunkt, nach dem erst die Urkeimzelle den VI. Teilungsschritt nachholt. Ich habe in Fig. 25—30 Fälle abgebildet, wo die Mitose der Urkeimzelle in den VIII. Teilungsschritt des Blastoderms fällt; sie werden dort ihre Erklärung finden.

## VIII. Furchungsschritt (125-231-/245-/246-Zellen-stadium).

Zuerst treten wieder die Zellen um den animalen Pol in die Teilung ein, welche wieder in Form einer Welle über den ganzen Embryo hinwegläuft. Deutlicher als im letzten Furchungsschritt kommt hier das allmähliche Vorfließen der Teilungswelle zum Ausdruck. Der Unterschied im Teilungstempo ist so groß geworden, daß man immer nur eine schmale Breitenzone von Zellen gleichzeitig in Mitose trifft. Auch das etwas verschiedene Tempo in den verschiedenen Meridianen ist hier wieder zu bemerken.

Bei den beiden Ringen von Mesodermzellen macht die Teilungswelle halt; sie fließt nicht kontinuierlich auf sie über. In Fig. 26 läßt sich deutlich an den großen Kernen der Mesodermzellen erkennen, daß diese gegenüber den ruhenden Zellen jenseits der Mitosenwelle um einen Teilungsschritt zurück sind.

Daß die Teilung der Urkeimzelle zu verschiedenem Zeitpunkt beginnen kann, zeigt uns ein Vergleich der Figg. 25 und 26. Beide stellen dasselbe Stadium dar; auf beiden ist eben die Teilung des Ectoderms vollendet; das Mesoderm ist noch nicht in Mitose. Und trotzdem verhält sich die Urkeimzelle in beiden verschieden. In Fig. 25 sehen wir sie in Prophase. Die Sphären sind ausgebildet und nehmen die Pole des Kernes ein; Chromosomen sind noch nicht gebildet oder beginnen sich eben erst zu differenzieren. In Fig. 26 ist die Urkeimzelle schon in Metaphase. Wichtig ist bei dieser Teilung von  $Kz^V$  das Auftreten der Körnchen in der ganzen Zelle, nicht nur an einem Pol. Es ist unmöglich, ihre Spindelrichtung genau zu charakterisieren; sie ist, besonders da die Zelle sich zwischen anderen durchdrängte und bedeutende Gestaltsveränderungen erfuhr, von der größten Dimension der Zelle abhängig.

Nachdem eine gewisse Zeit seit Beendigung der Ectodermteilungen abgelaufen ist, beginnt die Teilung der Mesodermringe. Dabei zeigt sich, daß nun auch eine Phasendifferenz zwischen dem äußeren und inneren Ring besteht. Fig. 27—30 zeigen Stadien, in denen der äußere Mesodermring schon geteilt ist; er besteht aus den Zellen  $MA^{VIII11122}$ ,  $MA^{VIII11121}$  etc. Der innere Ring steht eben in Mitose und liefert dadurch die Zellen  $MA^{VIII11111}$ ,  $MA^{VIII11112}$  etc. Die Spindelstellung ist diesmal im Gegensatz zu

den 3 vorhergehenden Teilungen streng latitudinal. Die Zellen teilen sich sehr regelmäßig durch meridionale Furchen. Wir beobachten innerhalb des sich teilenden Ringes eine wohlausgeprägte Phasendifferenz, für die bezüglich ihrer Herkunft dasselbe gilt, was ich beim VII. Teilungsschritt vermutungsweise über sie ausgesprochen habe.

In Fig. 27—30 habe ich die oben schon beschriebenen 3 Fälle abgebildet, die zeigen sollen, daß der Mesodermring tatsächlich aus 6, 7 oder 8 Zellen bestehen kann. Fig. 30 stellt den häufigeren Fall mit 7 Mesodermzellen dar. Fig. 28 u. 29 zeigt in 2 aufeinanderfolgenden Schnitten ein Stadium mit 8, Fig. 27 eines mit nur 6 Mesodermzellen. Der äußere Ring ist in allen diesen Figuren schon durchgeteilt, enthält also stets die doppelte Zahl von Zellen.

In den Stadien der Teilung des inneren Mesodermringes findet man die Urkeimzelle noch immer in Mitose. Offenbar fand die Spindeleinstellung schon während der Teilung des Ectoderms statt (Fig. 25) und überdauert nun diese und noch die beider Mesodermringe. Erst nachdem wieder alle anderen Blastomeren zur Ruhe gekommen sind, findet die Teilung von  $Kz^V$  ihren Abschluß; sie liefert die beiden Urogenitalzellen  $Kz^{VI1}$  und  $Kz^{VI2}$ .

Am Ende dieses letzten Furchungsschrittes besteht der Embryo aus insgesamt 246 Zellen: es sind 212 Ectodermzellen, 28 Mesodermzellen, in 2 Kränzen angeordnet um die 4 Entodermzellen, 2 in der Tiefe liegende Urogenitalzellen.

Wir sind damit am Ende der Furchung angelangt; der nächste Teilungsschritt bringt die Gastrulation mit sich.

## II. Gastrulation.

### IX. Teilungsschritt (246-458-/462-Zellenstadium).

Im bisherigen Verlauf der Entwicklung hat sich am vegetativen Pol ein Zellenkomplex differenziert, der durch seinen Zusammenhang besonders auffällt: die in die Tiefe gerückten Urogenitalzellen, die über ihnen liegenden Entodermzellen und die beiden Mesodermringe bilden jetzt eine einheitliche Zellenplatte, die sich in ihrer Gesamtheit viel später teilt als die übrigen Blastodermzellen; sie ragt wie ein Pfropf in die Furchungshöhle hinein, wenn über

die Blastulawand eine Teilungswelle gegen den vegetativen Pol heranläuft und dadurch die benachbarten Zellen an die Oberfläche des Keimes treten.

Auch der IX. Teilungsschritt beginnt am animalen Pol und fließt auch wieder in Gestalt einer Welle zum vegetativen Pol vor.

Es teilen sich also zunächst die 212 Ectodermzellen. Während dieser Teilung konnte ich häufig beobachten, wie der vegetative Zellenpfropf etwas über die Oberfläche hervorgedrängt wurde. Wahrscheinlich waren es Spannungsdifferenzen, die diese Verschiebung veranlaßten.

Wenn die Teilungswelle sich dem vegetativen Pol nähert, beginnt nun der vegetative Zellenpfropf in die Tiefe zu sinken (Fig. 31). Dabei wölben sich zunächst auch die ihn umgebenden sekundären Ectodermzellen, die ebenfalls noch vor der IX. Teilung stehen, zu einem Trichter ein. Durch solche Bilder wurde offenbar den älteren Untersuchern eine „Invaginationsgastrula“ vorgetäuscht. Die Zellen des sekundären Ectoderms, die hier vom Mesoderm, welches sich noch nicht aus dem Blastodermverbande völlig gelöst hat, mit eingezogen werden, müssen als Zellen des Blastoporusrandes bezeichnet werden.

Zunächst gleitet der innere Mesodermring ( $M^{VIII1}$ ) an den Entodermzellen vorbei nach innen und umgibt dort die beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 31 u. 32). Ihm folgt der äußere Mesodermring ( $M^{VIII2}$ ), der sich dabei an die Entodermzellen anschließt, von denen er vorher durch den ersten Ring getrennt war. Es sinken also insgesamt 28 Mesodermelemente ins Innere ein.

Während dieser Verschiebungen gelangt der Zellenpfropf allmählich ins Innere des Embryos hinein, dessen Furchungshöhle er fast ganz ausfüllt. Fig. 33 u. 34 zeigen uns die Lagerung der Zellen des vegetativen Zellenpfropfes in Querschnitten, deren Verlaufsrichtung in Fig. 31 eingetragen wurde. Der Schnitt von Fig. 33 ist in der Höhe der Urkeimzellen durch den Embryo gegangen und trifft damit den inneren Mesodermring. Fig. 34 zeigt den äußeren Mesodermring und die etwas tiefer liegenden Entodermzellen.

Schon auf dem Weg ins Innere beginnen die 4 Entodermzellen die VIII. Teilung nachzuholen. In Fig. 31 u. 34 sehen wir sie in Prophase stehen. Im weiteren Verlauf gehen sie dann in Metaphase über (Fig. 35 u. 36). Die Richtung ihrer Spindeln entspricht ihrer größten Ausdehnung, ist aber nicht konstant. In dem Querschnitt der Fig. 36 sind alle 4 Entodermzellen getroffen. Zwei von ihnen

stehen in Metaphase, eine noch in Prophase und eine schon in Anaphase.

Die Urgeschlechtszellen liegen meist etwas exzentrisch, weshalb sie auf Querschnitten durch die Entodermgruppe häufig auch zu sehen sind (Fig. 36).

Allmählich beginnt der Verschluß des Blastoporus, der Stelle, an welcher die Urkeimzellen, Entoderm- und Mesodermzellen eingesunken sind. In Fig. 35 haben sich die Ectodermränder schon etwas genähert. Der Zellenpfropf ist nun ganz in das Innere des Embryos verlagert. Die Mesodermzellen haben ihren Konnex mit den Blastoporusrandzellen aufgegeben und sich abgerundet. Sie verharren auch dann noch in Ruhe, wenn die Teilung im Blastoderm schon ganz abgelaufen ist. Die Ectodermzellen des Embryos nehmen nun die Charaktere eines Cylinderepithels an; sie sind langgestreckt und schmal, ihre Kerne liegen an ihrem peripheren Ende.

#### X. Teilungsschritt.

Die Ectodermzellen führen bereits die X. Teilung aus, bevor sich die verlangsamten Mesodermzellen zur IX. Teilung anschicken. Fig. 37 zeigt, wie die X. Teilungswelle des Blastoderms gerade am Blastoporus anlangt. Die Spindeln stehen in meridionalen Ebenen. Die Blastoporusränder haben sich jetzt schon bedeutend genähert, so daß der Blastoporus nur noch ein enges Rohr darstellt (Fig. 37). In Fig. 38 ist die X. Teilung des Ectoderms abgelaufen. Die Blastoporusrandzellen haben sich aneinander gelegt, und die Oberfläche des Embryos ist nun wieder gegen innen völlig abgeschlossen. Die Zellen, die anfänglich in einem Ectodermtrichter nach innen führten, haben sich nun zu einer soliden Säule zusammengeschlossen.

Auf diesem Stadium ist noch eine Spur von der regelmäßigen Anordnung der Mesodermzellen zu konstatieren. Der Schnitt von Fig. 38 geht etwas schief, weshalb sowohl Entoderm- als auch Urgeschlechtszellen getroffen sind.

Die Entodermzellen sind noch zu erkennen, da sie sich vor den Mesodermzellen durch die Größe ihrer Kerne auszeichnen.

In der Folge sind Entoderm- und Mesodermzellen nicht mehr stets scharf voneinander zu unterscheiden, obwohl der Phasen- und Größenunterschied zwischen ihnen sich auch noch weiterhin beobachten läßt.

Während der nächsten Teilungsschritte rücken die Blastoporusrandzellen allmählich wieder in dasselbe Niveau mit den anderen

Entodermzellen ein. In Fig. 39 ist nur noch eine leichte Einziehung an der Verschlusßstelle des Urmundes zu erkennen. Die Mesodermzellen holen jetzt die IX. Teilung nach, wobei sie nicht alle streng dasselbe Mitosestadium einhalten. Aber im ganzen verläuft die Teilung doch noch einheitlich. Von einer Lagerung der Mesodermzellen in einem Ringe ist nun nichts mehr zu bemerken. Sie umhüllen die Entoderm- und Urkeimzellen allseits vollständig.

Die Entfaltung der Organanlagen des Nauplius aus dem Keimblättermaterial habe ich nicht weiter verfolgt.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Resultate meiner Untersuchung seien in einem Überblick noch kurz zusammengefaßt:

Die Furchung von *Cyclops viridis* JURINE ist total und adäqual. Schon von der ersten Teilung an ist die „Keimbahn“ durch die „Körnchenzelle“ gekennzeichnet. Die I. Furche, die meridional verläuft, trennt die „Keimbahnzelle“ ( $S^I$ ) von einer Zelle mit nur somatischem Material ab.  $S^I$  enthält Anlagen aller Keimblätter, ihre Schwesterzelle liefert später nur Ectoderm und Mesoderm, ist also eine Meso-Ectodermzelle. Nur an einem Polbezirk der Spindel sind Körnchen wahrzunehmen; aus ihm geht  $S^I$  hervor.

Die II. Furche ist ebenfalls meridional, aber senkrecht zur I. Sie liefert das 4-Zellenstadium. Während der Teilung ist eine geringe Phasendifferenz zu bemerken, die aber im Ruhestadium wieder ausgeglichen ist. Nicht nur an einem Spindelpol von  $S^I$  treten nun Körnchen auf, sondern an beiden. An dem Polbezirk, aus dem die II. Keimbahnzelle ( $S^{II}$ ) entsteht, sind sie größer und zahlreicher als am anderen. Da die Spindeln eine kleine Neigung zueinander beobachten lassen, entsteht am vegetativen und animalen Pol je eine Brechungsfurche. Ihre Richtungen stehen aufeinander senkrecht. Von den 4 entstehenden Quadranten enthalten  $A^{II}$ ,  $B^{II}$  und  $C^{II}$  Anlagen des Mesoderms und Ectoderms,  $D^{II} = S^{II}$  solche aller Keimblätter.

Die III. Furche, die äquatorial verläuft, trennt in dem über dem Äquator gelegenen Keimbezirk „primäres“ Ectoderm ab. Er besteht aus den animalen Zellen  $a^{III}$ ,  $b^{III}$ ,  $c^{III}$ ,  $d^{III}$ . Die vegetative, später ventrale Keimeshälfte besteht aus den Zellen  $A^{III}$ ,  $B^{III}$ ,  $C^{III}$ ,  $D^{III} = S^{III}$ . Bei der Teilung von  $S^{II} = D^{II}$  ist ebenfalls wieder an beiden Spindelpolen das Körnchenphänomen wahrzunehmen.  $S^{III}$  geht aus dem Polbezirk mit größeren und zahlreicheren Körnchen hervor.

Aber nicht nur in  $S^{II}$ , sondern auch in ihrer Schwesterzelle  $C^{II}$  konnte ich das Phänomen feststellen. Es geht hier aber wieder verloren. Ebenso verschwindet auch die Teilungsverzögerung in  $C^{II}$  wieder, die jetzt gleichstark ist wie die von  $D^{II}=S^{II}$ .  $A^{III}$ ,  $B^{III}$  und  $C^{III}$  enthalten nur noch „sekundäres“ Ectoderm und Mesoderm,  $D^{III}=S^{III}$  liefert die Anlagen für „sekundäres“ Ectoderm, Mesoderm, Entoderm und für die Urkeimzellen.

Im IV. Teilungsschritt stehen die Spindeln streng latitudinal, die Furchen schneiden also meridional durch. Diese Teilung (vgl. Zellfolgentabelle, S. 139) trennt nun von der Keimbahnzelle in der Zelle  $D^{IV2}$  auch noch das Material für das sekundäre Ectoderm und Mesoderm ab, so daß  $D^{IV1}=S^{IV}$  jetzt nur noch Anlagen des Entoderms und der Urkeimzellen enthält. Wichtig ist, daß bei dieser Sonderung nur noch an einem Pol der Spindel von  $D^{III}=S^{III}$  Körnchen auftreten. In ihrer Schwesterzelle  $d^{III}$  konnte ich solche nicht mehr beobachten, wohl aber wieder die Teilungsverzögerung. Alle übrigen vegetativen Blastomeren des Embryos ( $A^{IV1}$ ,  $A^{IV2}$ ,  $B^{IV1}$ ,  $B^{IV2}$ ,  $C^{IV1}$ ,  $C^{IV2}$ ,  $D^{IV2}$ ) liefern sekundäres Ectoderm und Mesoderm, sind also Meso-Ectodermzellen. Die 8 animalen Zellen des 16-Zellenstadiums sind primäre Ectodermzellen.

Von der V. Teilung an beginnt die Phasendifferenz, die bisher wenig bedeutungsvoll war, stark hervorzutreten und den einheitlichen Rhythmus des Furchungsverlaufes zu stören. Es teilen sich zuerst alle Zellen mit Ausnahme der Keimbahnzelle  $S^{IV}$ . So folgt auf das 16-Zellenstadium ein solches von 31 Zellen ( $2 \times 15 + S^{IV}$ ). Da die animale Keimeshälfte seit dem III. Teilungsschritt nur noch aus primärem Ectoderm besteht, will ich nur noch den vegetativen Zellkomplex weiter verfolgen. Die Spindeln der vegetativen Blastomeren stehen mehr oder weniger meridional, infolgedessen resultieren aus dieser Teilung polare und äquatoriale Tochterzellen. Erstere ( $A^{V1}$ ,  $A^{V21}$ , ...  $D^{V21}$ ) liefern sekundäres Ectoderm und Mesoderm, sind also Meso-Ectodermzellen; letztere ( $A^{V12}$ ,  $A^{V22}$ , ...  $D^{V22}$ ) lassen nur noch sekundäres Ectoderm aus sich hervorgehen. Die Keimbahnzelle  $D^{IV1}=S^{IV}$  verharrt in Ruhe, bis die Teilung in allen Blastomeren abgelaufen ist. Während dieser Teilung beginnt eine Zellverschiebung einzutreten, im Verlauf deren  $S^{IV}$  vom Äquator weg an den Pol des Embryos verlagert wird. Dadurch kommt die Keimbahnzelle in einen Ring der nun entstandenen polaren Meso-Ectodermzellen zu liegen. Die Zahl dieser Kranzzellen ist verschieden. Anfangs besteht der Ring nur aus 6 Zellen, enthält aber bei weiterer Wanderung

Zellfolgen von *Cyclops*.

1 Zelle	2 Zellen	4 Zellen	8 Zellen	16 Zellen	32 Zellen	63 Zellen	125 Zellen
$Ei$	$AB^I$	$A^{II}$	$a^{III} \rightarrow$	$A^{IV1}$	$A^{V11}$	$MA^{VI111} \rightarrow$	$MA^{VII111}$ innerer Ring
			$A^{III}$	$A^{IV2}$	$A^{V12} \rightarrow$ sek. Ectod.	$A^{VI112} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MA^{VII112}$ äußerer Ring
			$b^{III} \rightarrow$ prim. Ectod.		$A^{V21}$	$MA^{VI211} \rightarrow$ Mesod.	$MA^{VII211}$
		$B^{II}$		$B^{IV1}$	$A^{V22} \rightarrow$ sek. Ectod.	$A^{VI212} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MA^{VII212}$
			$B^{III}$		$B^{V11}$	$MB^{VI111} \rightarrow$ Mesod. (oder sek. Ectod.)	$MB^{VII111}$
			$c^{III} \rightarrow$ prim. Ectod.	$B^{IV2}$	$B^{V12} \rightarrow$ sek. Ectod.	$B^{VI112} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MB^{VII112}$
		$C^{II}$			$B^{V21}$	$MB^{VI211} \rightarrow$ Mesod. (od. sek. Ectod.)	$MB^{VII211}$
				$C^{IV1}$	$B^{V22} \rightarrow$ sek. Ectod.	$B^{VI212} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MB^{VII212}$
			$C^{III}$		$C^{V11}$	$MC^{VI111} \rightarrow$ Mesod.	$MC^{VII111}$
			$d^{III} \rightarrow$ prim. Ectod.	$C^{IV2}$	$C^{V12} \rightarrow$ sek. Ectod.	$C^{VI112} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MC^{VII112}$
					$C^{V21}$	$MC^{VI211} \rightarrow$ Mesod.	$MC^{VII211}$
			$D^{III} = S^{III}$		$C^{V22} \rightarrow$ sek. Ectod.	$C^{VI212} \rightarrow$ sek. Ectod.	$CM^{VII212}$
	$CD^I = S^I$	$D^{II} = S^{II}$		$D^{IV2}$	$D^{V21}$	$MD^{VI211} \rightarrow$ Mesod.	$MD^{VII211}$
					$D^{V22} \rightarrow$ sek. Ectod.	$D^{VI212} \rightarrow$ sek. Ectod.	$MD^{VII212}$
					$Kz^V \rightarrow$ Keimzellen	$D^{VI221} \rightarrow$ Mesod. (od. sek. Ectoderm)	
				$D^{IV1} = S^{IV}$	$E_n^V \rightarrow$ Entoderm	$D^{VI222} \rightarrow$ sek. Ectod.	



von  $S'^V$  an den Pol des Embryos bis zu 8 Blastomeren. In der Mehrzahl der Fälle waren es 7 Meso-Ectodermzellen. Ein Schwanken in ihrer Zahl kommt durch abweichendes Verhalten der Zellen  $D^{V22}$  und  $B^{V11}$  zustande. Je nachdem beide, nur eine oder gar keine von ihnen den Ring mitbilden helfen, schwankt die Zahl der Meso-Ectodermzellen zwischen 8, 7 und 6. Ihre prospektive Bedeutung wird also durch ihre Lage bestimmt. Im Verlauf dieser Zellverschiebung am vegetativen Pol des Keimes holt die Keimbahnzelle die V. Teilung nach, die für ihr weiteres Schicksal von großer Bedeutung ist, da durch sie alles somatische Zellmaterial aus der Keimbahnzelle ausgeschieden wird. Der Körnchenpol der Spindel, der dem Pol des Embryos näher liegt, wird zur Urkeimzelle ( $Kz^V$ ), der körnchenfreie zur Urentodermzelle ( $En^V$ ). So resultiert aus der V. Teilung ein Stadium von 32 Zellen, in dem die Phasendifferenz zwischen den Zellen infolge des lange dauernden Ruhestadiums der Kerne scheinbar ausgeglichen ist.

Im VI. Teilungsschritt kann man nun auch die polare Phasendifferenz im Blastoderm beobachten: die animalen Blastomeren teilen sich stets früher als die vegetativen. Die Spindelrichtung ist in dieser Teilung annähernd latitudinal. Eine Ausnahme davon machen die die Urentoderm- und Urkeimzelle umgebenden Meso-Ectodermzellen, indem sie ihre Spindeln streng meridional einstellen. Daraus resultieren dann polare Tochterzellen, Anlagen des Mesoderms, und äquatoriale, die sekundäres Ectoderm liefern. Somit sind nun die Anlagen sämtlicher Keimblätter im Embryo vorhanden: das Ectoderm in Gestalt von „primären“ (animalen) und „sekundären“ (vegetativen) Ectodermzellen, das Entoderm als Urentodermzelle, einer Tochterzelle der Keimbahnzelle  $S'^V$ , das Mesoderm in 6—8 Meso-dermzellen, und die Urkeimzelle  $Kz^V$  als Anlage der Gonaden. Die Mesodermzellen bilden um  $En^V$  und  $Kz^V$  einen geschlossenen Ring. Wenn im übrigen Blastoderm das Ruhestadium eingetreten ist, tut  $En^V$  auch den VI. Teilungsschritt und liefert durch eine meridionale Furche 2 Entodermzellen. Die Sagittalebene des Embryos ist jetzt bezeichnet durch die Richtung dieser Meridionalfurche und die am Pol liegende Urkeimzelle.

Die VII. Teilung beginnt wieder am animalen Pol und fließt in Gestalt einer Welle über den Embryo hinweg zum vegetativen Pol. Die Spindelrichtung ist vorwiegend meridional. Erst nach Ablauf der Teilung im Blastoderm teilt sich auch der Mesodermring und liefert durch ebenfalls äquatoriale Durchfurchung 2 Ringe,

einen polaren ( $M^1$ ), der die beiden Entodermzellen und die Urkeimzelle direkt umgibt, und einen äquatorialen ( $M^2$ ), der außerhalb von jenem liegt. Der polare Ring enthält die Zellen  $MA^{VII111}$ ,  $MA^{VII211}$ , . . . bis  $MD^{VII211}$ , der äquatoriale  $MA^{VII112}$ ,  $MA^{VII212}$ , . . . bis  $MD^{VII212}$ . Nach der Teilung des Mesodermringes beginnen auch die beiden Urentodermzellen den VII. Teilungsschritt zu tun. Meist zieht sich aber der Verlauf desselben, infolge der Steigerung der Teilungsverlangsamung, noch in den nächsten Teilungsschritt des Blastoderms hinein und wird erst dort vollendet. Der Embryo enthält nach dieser Teilung 4 Entodermzellen. Die Urkeimzelle verharrt noch in Ruhe. Aber schon, wenn die beiden Urentodermzellen noch in Ruhe sind, beginnt sie neben diesen in die Tiefe zu gleiten. Im Verlauf der folgenden Stadien sinkt sie ganz in die Furchungshöhle hinein und lagert sich an den inneren Enden der Entodermzellen.

Der VIII. Teilungsschritt läuft im Blastoderm ebenso wie bei der VII. Teilung ganz ab, bevor die vegetative Zellengruppe (Mesoderm-, Entodermzellen und Urkeimzelle) eine Vorbereitung zur Mitose erkennen läßt. Dann teilen sich nach Ablauf jener auch die beiden Mesodermringe. Hier ist zwischen beiden eine nicht geringe Phasendifferenz zu beobachten: der äußere Ring teilt sich viel früher als der innere. Die Spindelrichtung ist wie bei den Blastodermzellen vorwiegend latitudinal. Durch diese Teilung werden die 14 Zellen des Mesoderms auf 28 vermehrt. Es teilt sich also z. B. die Zelle  $MA^{VII111}$  des inneren Mesodermringes in  $MA^{VIII111}$  und  $MA^{VIII112}$ . Die Urkeimzelle hat schon während der letzten Vorgänge Sphären ausgebildet und ist nun auch in Mitose übergegangen, um die VI. Teilung nachzuholen. Dieselbe geht sehr langsam vor sich, so daß sie oft 2 Teilungsschritte des Ectoderms hindurch andauert. Die Körnchen treten bei dieser Teilung von  $Kz^V$  in der ganzen Zelle auf. Ihre Abkömmlinge sind die beiden definitiven Urgeschlechtszellen ( $Kz^{VI}$ ). Der Embryo besteht nun aus 246 Zellen: 212 Ectodermzellen, 28 Mesodermzellen, in 2 Ringen zu je 14 Zellen angeordnet um 4 Entodermzellen. Unter den letzteren liegen, an die Furchungshöhle angrenzend, die beiden Urogenitalzellen.

Mit dem IX. Teilungsschritt erfolgt die Gastrulation. Während die Teilungswelle zum vegetativen Pol vorfließt, werden die Zellen des vegetativen Poles als zusammenhängender Pfropf ins Innere des Embryos verlagert. Zuerst gleitet der innere Mesodermring ( $M^{VIII1}$ ) an den Entodermzellen vorbei in die Tiefe und umgibt dann,

ebenfalls als Ring, die beiden Urogenitalzellen. Seinen Platz an der Oberfläche nimmt der 2. Mesodermring ( $M^{VIII2}$ ) ein, der jetzt die Entodermzellen direkt berührt und mit ihnen zusammen einsinkt. Die Ränder des Ectoderms schlagen sich nach innen ein und bilden so einen trichterförmigen Blastoporus. In der Einwanderung begriffen, machen die Entodermzellen die VIII. Teilung durch.

Während des X. Teilungsschrittes des Blastoderms schließt sich der Blastoporus, und die eingezogenen Zellen seines Randes wandern wieder ins Blastoderm zurück. Nach der X. Teilung der Ectodermzellen holen die Mesodermelemente die IX. Teilung nach. Trotz einer geringen Phasendifferenz teilen sie sich den übrigen Embryonalzellen gegenüber doch ziemlich gleichzeitig miteinander. Die Entodermzellen sind noch weiterhin an der Größe ihrer Kerne und an dem Phasenunterschied von den sie allseits umgebenden Mesodermzellen zu unterscheiden. Die beiden Urogenitalzellen heben sich dauernd durch ihre besonders großen Kerne und die Beschaffenheit ihres Plasmas von allen übrigen Zellen ab.

### Vergleichende Betrachtungen.

#### A. Die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden.

Da bisher Untersuchungen über die ganze Zellfolge der Copepoden überhaupt nicht vorlagen, ist lediglich ein Vergleich der *Cyclops*-Entwicklung mit einzelnen Abschnitten der bisher beschriebenen Entwicklungsgänge möglich. Zum Teil kann dieser Vergleich an eine einzelne Folge von Zellen anknüpfen, die aus der Reihe der anderen Furchungszellen heraus besondere Beachtung fand: Für eine Anzahl von Cyclopiden und anderen freilebenden Copepoden ist der Verlauf der Keimbahn genau untersucht und damit auch die Herkunft gewisser anderer wichtiger Zellen klargestellt, die mit der Urkeimzelle demselben primären Quadranten entstammen. Andererseits zeigen Bilder später Furchungsstadien, die frühere Autoren gegeben haben, in der Lagerung der Zellen eine so große Übereinstimmung mit gewissen Stadien von *Cyclops*, daß man wagen kann, sie auf Grund der nun genauer bekannten Entwicklung dieses Copepoden zu deuten.

Es kann nicht Zweck dieser Arbeit sein, die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Copepoden ausführlich zu referieren. Es sollen vielmehr nur kurz die Punkte hervor-

gehoben werden, die einen Vergleich der bisher untersuchten Formen zulassen, Punkte, die teils auf allgemeinere grundsätzliche Übereinstimmungen schließen lassen, teils auch Unterschiede zwischen verschiedenen Formen ergeben. Dabei soll nacheinander behandelt werden, was sich über das Keimbahnproblem, über die Herkunft des Entoderms und Mesoderms bei den Copepoden aussagen läßt.

### 1. Der allgemeine Furchungsverlauf.

Bei sämtlichen bisher untersuchten Copepoden, freilebenden wie parasitischen, scheint eine ausgesprochen determinative Entwicklung vorzukommen. Stets heben sich schon in frühen Furchungsstadien gewisse Zellen heraus, die den Keimblättern den Ursprung geben.

Die Furchung selbst verläuft im allgemeinen total und meist auch adäqual. Nur bei den parasitischen Formen kommen auch andere Furchungstypen vor: während sich einige von diesen (*Chondracanthus*) total und adäqual furchen, geht bei anderen (*Notopterophorus*, *Enteropsis*) die anfänglich totale Furchung später in eine superfizielle über. Einen totalen, inäqualen Furchungstypus finden wir schließlich bei der Gattung *Lernaea*.

### 2. Das Keimbahnproblem.

#### a) Die Zellfolge der Keimbahn.

Bezüglich der Zellfolge der Keimbahn stimmen die Süßwassercopepoden ziemlich miteinander überein. Sowohl durch die Untersuchungen von HAECKER und AMMA als auch durch meine eigenen ließ sich die Keimbahn bis auf die erste Furchungsteilung zurückverfolgen, von der an sich eine Zelle durch eine besondere histologische Differenzierung („Körnchen“) und eine immer wachsende Teilungsverlangsamung von den übrigen Blastomeren unterscheidet.

In der I. Teilung scheidet sich die I. Keimbahnzelle (Stammzelle =  $CD = S'$ ) von einer somatischen Zelle ( $AB$ ) ab. Im 4-Zellenstadium stellt der  $D$ -Quadrant die 2. Etappe der Keimbahn dar ( $D'' = S''$ ). Bei dessen weiterer Aufteilung scheidet bei fast sämtlichen Cyclopiden im V. Teilungsschritt das letzte somatische Material in Gestalt einer entodermalen Zelle aus der Keimbahn aus. Vom 32-Zellenstadium an ist also eine gesonderte Ur-

keimzelle vorhanden. Nur bei *Cyclops fuscus* var. *distinctus* RICHARD und *C. albidus* JURINE beschreibt AMMA, daß schon im IV. Teilungsschritt  $S^{III}$  sich in eine Entoderm- und Urkeimzelle teile, wodurch also die Sonderung der Urkeimzelle in das 16-Zellenstadium zurückverlegt würde.

Bei *Notopterophorus* (parasitisch) treten nach SCHIMKEWITSCH am Ende der Furchung 2 Genitalzellen gesondert auf. Die Folge von Zellen, die zu ihnen hinführen, ist nicht zu rekonstruieren; doch scheinen sich die beiden Urkeimzellen auch hier in genetischem Zusammenhang mit den Entodermzellen zu sondern, mit denen zusammen sie bei der Gastrulation eingestülpt werden. Ganz abweichend davon verhalten sich die Genitalzellen bei *Lernaea* (PEDASCHENKO), wo sie nicht mit dem Entoderm, sondern am Blastoporusrande mit den Mesodermelementen zugleich entstehen.

#### b) Das Körnchenphänomen.

Außer der zunehmenden Teilungsverlangsamung sind besonders die „Körnchen“ (Ectosomen) ein wichtiges Hilfsmittel, den Verlauf der Keimbahn festzustellen. Es knüpft sich außerdem auch ein erhebliches theoretisches Interesse an diese Bildungen, die stets in gewissen Stadien der Teilung erscheinen.

Nach HAECKER sind die Körnchen an die Keimbahnzelle gebunden und treten in dieser nur an einem Pole auf. In seiner Untersuchung über „die Keimbahn von Cyclops“ (1897) ist er zu dem Resultat gekommen, daß die Körnchenzellen die direkten Etappen der Keimbahn darstellen, daß also stets diejenige Tochterzelle, welche die Körnchensphäre erhält, zur Keimbahnzelle der nächsten Generation wird. Später (1903) kam jedoch HAECKER zu dem Schluß, daß die Körnchen „nicht der neuen Keimbahnzelle, sondern jeweils ihrer Schwesterzelle als Mitgift überliefert werden, um hier während des Kernruhestadiums der Auflösung anheimzufallen“. Er ist also jetzt der Ansicht, daß jeweils die körnchenfreie Tochterzelle zur neuen Keimbahnzelle wird.

AMMA (1911) konnte dann nachweisen, daß HAECKER's erste Ansicht die richtige war, daß also die neue Körnchenzelle stets vom körnchenführenden Produkt der alten abstamme. Die Ectosomen treten auch nach ihm nur an einem Spindelpol der Keimbahnzelle auf.

Auf Grund meiner Untersuchungen kann auch ich HAECKER's erstes Resultat bestätigen. Jedoch treten bei meinem Objekt die

Körnchen vom II. bis zum IV. Teilungsschritt nicht nur an beiden Polen der Keimbahnzelle, sondern auch im Spindelpolbereich ihrer Schwesterzelle auf. Das Körnchenphänomen verschwindet allerdings in den Schwesterzellen bald wieder.

Über die Natur der Ectosomen bestehen zwei Ansichten. Nach HAECKER erfolgt bei jedem Teilungsschritt Neubildung und Wiederauflösung der Körnchen. Er neigt zu der Annahme, daß „die Zellen der Keimbahn gegenüber den übrigen Elementen durch das Vorhandensein eines noch in den Vorphasen der Teilung ungelösten Überschusses an nucleolärer Substanz ausgezeichnet seien, daß diese zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum auswandere und sich an einer Sphäre in die Körnchen umwandle“.

Im Gegensatz dazu ist nach AMMA die Bildung der Ectosomen nicht morphologisch auf Kernsubstanzen zurückzuführen. Er hält die Körnchen für „Abscheidungen, Endprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels“, denen keine weiteren Funktionen mehr zukommen, und die deshalb aufgelöst werden. Bezüglich der Beschränkung der Körnchen auf einen Spindelpol macht HAECKER die verschiedene Wirkungskraft der Zentren, AMMA ein vom übrigen Eiplasma qualitativ verschiedenes Körnchenplasma verantwortlich. Dieses stelle die organbildende Substanz für die Geschlechtszellen dar und werde in ganz gesetzmäßiger Weise innerhalb der Keimbahn auf die beiden Urgeschlechtszellen übertragen, wobei als sichtbares Zeichen die Ectosomen abgeschieden werden.

Das von mir beschriebene Auftreten der Körnchen in den Schwesterzellen der Keimbahnzelle macht AMMA's Hypothese hinfällig. Da ich über die Natur dieser Gebilde keine weiteren Untersuchungen angestellt habe, kann ich auf die Frage nach ihrer Bedeutung keine Antwort geben. Doch scheinen sie mir in einer wichtigen Beziehung zu der schrittweisen Festlegung der prospektiven Bedeutung der Keimesbezirke zu stehen. Dafür sprechen vor allem folgende Beobachtungen: 1. das Erlöschen der Erscheinung in den aus der Keimbahn ausgeschiedenen Schwesterzellen; 2. die plötzliche Beschränkung der Körnchen in den wichtigen Teilungsschritten IV (Scheidung von Entoderm- und Urkeimzellenmaterial auf der einen, Meso-Ectoderm auf der anderen Seite) und V (Scheidung von Urentoderm- und Urkeimzelle); 3. gleichstarkes Auftreten in der ganzen Zelle bei der Teilung der Urkeimzelle in 2 Genitalzellen (VIII).

### 3. Herkunft des Entoderms.

Die Mehrzahl der Forscher lassen das Entoderm aus einer zentral am vegetativen Pol gelegenen Anlage, der „Urentodermzelle“ hervorgehen. Zuerst beschrieb URBANOWICZ, daß bei Cyclopiden die das Entoderm liefernde vegetative Zelle alsbald nach ihrer Entstehung ins Blastocöl einsinke. Es ist deshalb unsicher, ob dieser Forscher bereits die später von den anderen beschriebene Urentodermzelle gesehen hat oder ob nicht etwa eine Verwechslung mit der Keimzelle vorliegt.

Die späteren Untersuchungen ergaben bei den Cyclopiden und anderen Süßwasser- und marinen Copepoden übereinstimmend das Vorhandensein einer „Urentodermzelle“, die mit der Urkeimzelle aus der Keimbahnzelle im V. (nur bei *Cyclops fusc. var. distinctus* und *C. albidus* nach AMMA im IV.) Teilungsschritt hervorgeht. Vor der Gastrulation, die mit dem IX. Teilungsschritt erfolgt, vermehrt sich das Entoderm auf 4 (bei den beiden abweichenden Formen auf 8) Zellen.

Bei parasitischen Copepoden wandern nach SCHIMKEWITSCH 4 Zellenpaare ins Innere des Embryos ein, die die Entodermanlage darstellen. Ihre Herkunft ist nicht bekannt, doch ist es möglich, daß auch sie von einer einzigen Urentodermzelle abstammen.

Nach HAECKER gehören zur Entodermanlage von *Cyclops viridis* außer der „zentralen“ („Urentodermzelle“) noch eine „vordere“ und einige „seitliche“ Entodermzellen. Er schließt sich darin an GROBBEN an, der bei *Cetochilus septentrionalis* (*Calanus*) beschreibt, daß auf dem 32-Zellenstadium der Embryo außer einer großen, dotterreichen, zentralen Entodermzelle noch eine kleine vordere und 4 mittelgroße seitliche Entodermzellen enthalte, die sich nicht alle zur selben Zeit differenzieren. Aber auch unter diesen verschiedenen Entodermanlagezellen GROBBEN's hebt sich stets eine heraus, die sich mit der Urentodermzelle von *Cyclops* homologisieren läßt: die „zentrale“ Entodermzelle.

Für die Cyclopiden wurde in der vorliegenden Untersuchung dargetan, daß die Randzellen nicht Entoderm, wie HAECKER glaubt sondern Mesoderm ergeben. Ebenso ist diese Deutung für *Cetochilus* wahrscheinlich. So werden wir bei der Besprechung der Mesodermfrage auf diese Zellen zurückkommen.

Schwierig ist die Frage nach der Homologie des Entoderms bei *Lernaea* (PEDASCHENKO). Hier enthält das vegetative Macromer

sämtlichen Dotter; während dieser selbst nicht gefurcht wird, läßt das Macromer die Entodermelemente aus sich hervorgehen. Diese Entodermanlage stimmt jedoch nur der Lage nach mit der bei *Cyclops* überein. Ihre Entstehung ist insofern von jener abweichend, als nicht gleichzeitig mit der Entodermzelle eine Urkeimzelle entsteht und die Abschnürungsfolge der anderen somatischen Zellen (primäre und sekundäre Ectodermzellen, Meso-Ectodermzellen) sich noch nicht klar homologisieren läßt.

#### 4. Die Herkunft des Mesoderms.

Nach den älteren Befunden HAECKER's sollte sich die Urkeimzelle vor der Gastrulation noch einmal teilen und einer Urmesodermzelle (*B*-Zelle) den Ursprung geben, die im Blastoderm verbleibt, während die Urkeimzelle (*A*-Zelle) ins Innere des Embryos einwandert. Aus der *B*-Zelle sollten dann die beiden „primären Urmesodermzellen“ entstehen.

Durch AMMA's Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß eine solche Teilung, die zu einer „Urmesodermzelle“ führen könnte, gar nicht existiert. Woraus aber dieser Autor das Mesoderm herleitet, ist unbekannt.

Ich konnte nun zeigen, daß es sich bei der Entstehung des Mesoderms nicht um eine Urmesodermzelle handelt, sondern daß das mittlere Keimblatt aus den polaren Stücken der vegetativen Oktanten hervorgeht, die die Urentoderm- bzw. Urkeimzelle ringförmig umgeben.

Ähnlich wie HAECKER beschreibt auch GROBBEN eine Urmesodermzelle, die hinter der zentralen Entodermzelle liegt. Wie diese zu deuten ist, ist sehr fraglich. Aber mit großer Wahrscheinlichkeit entsprechen die „vordere“ und die „seitlichen“ Entodermzellen in GROBBEN's Darstellung dem Mesodermring bei *Cyclops*. Zu den Gründen, die dafür sprechen, gehört zunächst ihre identische Lage um Urentodermzelle und Urkeim- bzw. Urmesodermzelle. Ferner führen diese fraglichen „Entodermzellen“ ähnliche differente Teilungen aus wie der Mesodermring bei *Cyclops*: sie liefern nach dem Pol zu Elemente mit anderer prospektiver Bedeutung als nach dem Äquator zu. Letztere liefern Ectoderm, während erstere mit der zentralen Zelle in die Tiefe sinken.

Übereinstimmend mit den Cyclopiden ist die Herkunft des Mesoderms bei den parasitischen Copepoden. Hier entsteht



es aus den Zellen des Blastoporusrandes, die die Entodermanlagen in einem vollständigen Ringe umgeben.

Ganz allgemein entsteht das Mesoderm bei Copepoden auf Grund der erwähnten Untersuchungen aus den polaren Stücken der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten, die sich in einem Bogen um den Entoderm-Quadranten lagern.

Fassen wir die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden kurz zusammen, so finden wir, daß die Entwicklung einer größeren Anzahl von Formen folgendes gemeinsam hat: Einen determinativen Entwicklungsgang, eine Urentodermzelle, die dem *D*-Quadranten entstammt, einen Ring von Mesodermzellen, die aus den polaren Abschnitten der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten entstehen, und häufig eine frühe Sonderung der Urkeimzelle, die dann mit der Urentodermzelle aus dem *D*-Quadranten hervorgeht.

Für *Cetochilus* wird statt einer Urkeimzelle in der Nachbarschaft der Entodermzelle eine „Urmesodermzelle“ angegeben, die bei anderen Copepoden kein Homologon findet. Es wäre deshalb eine Nachuntersuchung dieses offenbar sehr klaren Objekts wünschenswert.

## B. Vergleich mit der Entwicklung anderer Entomostraken.

Durch die Kenntnis der Zellfolge von *Cyclops* rückt die Entwicklungsweise der Copepoden sehr nahe an die anderer Entomostraken heran; insbesondere läßt sie sich sehr gut mit der dotterarmer Cladocereneier und der der Cirripeden vergleichen.

### 1. Dotterarme Cladocereneier.

(*Polyphemus*, KÜHN, 1911 u. 1912; *Moina*, GROBBEN, 1879).

Bei *Polyphemus* und *Moina* finden wir eine Urentoderm- und Urkeimzelle in gleicher Lage wie bei *Cyclops*. Die Anlage des Mesoderms besteht auch hier aus einem Ring von mehreren Elementen. Unterschiede zwischen diesen Cladoceren und *Cyclops* beobachten wir in den Zahlenverhältnissen der Mesoderm-elemente, Hand in Hand mit Unterschieden in den Teilungsfolgen, die zu diesen Urzellen führen.

Sowohl bei *Polyphemus* als auch bei *Moina* entsteht das Meso-

derm aus den polaren Abschnitten der Oktanten nur der Quadranten *A*, *B*, *C*; der Quadrant *D* geht durch eine latitudinale Furche ganz in der Urentoderm- und Urkeimzelle auf. Im Gegensatz dazu teilt sich ja bei *Cyclops* die Zelle  $D^{III} = S^{III}$  noch durch eine meridionale Furche in 2 Oktanten, von denen nur einer ( $D^{IV1} = S^{IV}$ ) das Schicksal des ganzen *D*-Quadranten bei *Polyphemus* und *Moina* hat, während der andere ( $D^{IV2}$ ) eine Meso-Ectodermzelle darstellt, wie die Oktanten von *A*, *B* und *C*. Diese beiden *Cladoceren* unterscheiden sich also dadurch von *Cyclops viridis*, daß bei ihnen die Sonderung von Urentoderm- und Urkeimzelle in den IV., bei *Cyclops viridis* in den V. Teilungsschritt fällt. Vielleicht nehmen hier *Cyclops fuscus* var. *distinctus* und *C. albidus* (vgl. AMMA) eine vermittelnde Stellung ein.

Weiterhin werden die Mesodermzellen bei *Polyphemus* und *Moina* erst im VII. Teilungsschritt von dem letzten Kranz von sekundären Ectodermzellen gesondert, während bei *Cyclops viridis* mit der VII. Teilung schon 2 Mesodermringe aus dem in der VI. Teilung gesonderten einfachen Ring entstehen.

## 2. Cirripedien.

(*Lepas*, BIGELOW, 1902.)

Hier entsteht wie bei *Polyphemus* und *Moina* ein Mesodermring nur aus den Quadranten *A*, *B* und *C*. Der *D*-Quadrant ist eine große dotterreiche Zelle, die Urentodermzelle, welche die „Urmesodermzelle“ abschnürt, die sich vom Ring gesondert hält. Die Zahl der Zellen des Mesodermringes ist weder mit derjenigen des Mesodermringes bei *Polyphemus* und *Moina* noch mit der Zahl der Mesodermzellen bei *Cyclops* übereinstimmend. Während bei jenen *Cladoceren* der IV. Teilungsschritt die vegetativen Quadranten  $A^{III}$ ,  $B^{III}$  und  $C^{III}$  in je zwei gleichwertige Oktanten, also in 6 Meso-Ectodermzellen spaltete, kommen hier, infolge der eigentümlichen Blastomerenlagerung und Spindelstellung nur 3 Tochterzellen weiterhin an den Pol zu liegen und stellen Meso-Ectodermzellen dar. In der nächsten (V.) Teilung schnüren sich dann von zweien von ihnen (von  $A^{III}$  und  $C^{III}$ ) äquatorialwärts sekundäre Ectodermzellen ab, während die dritte ( $B^{III}$ ) sich durch eine meridionale Wand in 2 Meso-Ectodermzellen teilt. So resultieren hier im 30-Zellenstadium 4 Meso-Ectodermzellen und im VI. Teilungsschritt 4 Mesodermzellen. Der Mesodermring besteht somit bei seiner Differenzierung

bei *Lepas* aus 4, bei *Polyphemus* und *Moina* aus 6, bei *Cyclops* aus 7 (seltener 6 oder 8) Zellen.

### Schluss.

Somit ist allen bisher genauer untersuchten Entomostraken, die sich determinativ entwickeln, gemeinsam: Das Entoderm entstammt aus einem einzigen Quadranten bzw. Oktanten; das Mesoderm entsteht aus den Abschnitten der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten, die an den Pol anstoßen, und bildet einen Bogen um die Urentodermzelle (und eine ihr angelagerte Urkeim- bzw. „Urmesodermzelle“), der sich später zu einem Ringe schließt. Die Zahlenverhältnisse des Mesodermringes wechseln mit der Lagerung und Teilungsrichtung der polaren Oktantenabschnitte. Als erheblicher Unterschied erscheint einstweilen noch der Umstand, daß bei einer Anzahl von Formen aus der letzten Stammzelle neben der Urentodermzelle eine Urkeimzelle in polarer Lage entsteht (*Moina*, *Polyphemus*, *Cyclops*), während bei einer Anzahl anderer Formen sich von der Urentodermzelle eine „Urmesodermzelle“ äquatorialwärts abschnürt (*Cetochilus*, *Lepas*). Abgesehen von diesen Gegensätzen herrscht in der determinativen Entwicklung der Entomostraken jetzt erhebliche Übereinstimmung.

Freiburg i. Br., Oktober 1913.

### Literaturverzeichnis.

---

- AMMA, K., 1911, Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden, in: Arch. Zellforschung, Vol. 6.
- BIGELOW, M. A., 1902, The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40.
- BOVERI, TH., 1910b, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung, in: Festschrift R. HERTWIG, Vol. 3.
- CHAMBERS, R. JR., 1912, A discussion of *Cyclops viridis* JURINE, in: Biol. Bull., Vol. 22.
- GIESBRECHT, W., 1892, Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfs von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 19.
- GROBBEN, C., 1879, Die Entwicklungsgeschichte von *Moina rectirostris*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2.
- , 1881, Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* GOODSIR, *ibid.*, Vol. 3.
- HAECKER, V., 1892, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat.
- , 1892, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von *Cyclops*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 39.
- , 1895b, Die Vorstadien der Eireifung, *ibid.*, Vol. 45.
- , 1896, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*, *ibid.*, Vol. 46.
- , 1897, Die Keimbahn von *Cyclops*, *ibid.*, Vol. 49.
- , 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.

- HAECKER, V., 1901, Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees, Freiburg.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
- KÜHN, A., 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, *Daphnia pulex* DE GEER, in: Arch. Zellforsch., Vol. 1.
- , 1911, Über determinierte Entwicklung der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 38.
- , 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommererier von *Polypheus pediculus* DE GEER, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat.
- MATSCHEK, H., 1909, Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden, in: Zool. Anz., Vol. 34.
- , 1910, Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5.
- MÜLLER-CALÉ, C., 1913, Über die Entwicklung von Cypris incongruens, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Anat.
- PEDASCHENKO, O., 1893, Sur la segmentation de l'œuf et la formation des feuilles embryonnaires chez la *Lernaea branchialis*, in: Rev. Sc. nat. St. Pétersbourg, Vol. 4.
- , 1899, Embryonalentwicklung und Metamorphose von *Lernaea branchialis*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 26.
- RÜCKERT, J., 1894, Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte, Vol. 4.
- SAMASSA, P., 1893, Die Keimblätterentwicklung bei den Cladoceren. I. *Moina rectirostris* BAIRD; II., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41.
- , 1897, Die Furchung der Wintereier der Cladoceren, *ibid.*, Vol. 20.
- SCHEFFELT, E., 1908, Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwalds, in: Arch. Hydrobiol., Vol. 4.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1896, Studien über parasitische Copepoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61.
- , 1899, Einige Worte über die Entwicklung der parasitischen Copepoden, in: Zool. Anz., Vol. 22.
- SCHLEIP, W., 1908, Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetischen und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2.
- SCHMEL, O., Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. 1892, 1. Teil: Cyclopidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 4. 1893, 2. Teil: Harpacticidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 5. 1896, 3. Teil: Centropagidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 8.

- URBANOWICZ, F., 1884, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden, in: Zool. Anz., Jg. 7.
- , 1886, Contributions à l'embryologie des Copépodes, in: Arch. Slav. Biol., Vol. 1.
- VOLLMER, C., 1912, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 32.
- WOLF, E., 1904, Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Syst.
- WOLTERECK, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

Die Schnittbilder wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet, und zwar mit hom. Imm.  $\frac{1}{12}$  und Ok. 0 und 2 von ZEISS. Die primären Ectodermzellen sind in den Figg. 12—14, 16, 17 blau, sonst grau getönt; die sekundären ebenfalls grau, mit Ausnahme in den Figg. 16 und 17, wo sie einen violetten Farbton haben. Die Entodermzellen sind stets gelb, die Urkeimzelle und ihre Abkömmlinge und in den Figg. 12, 14 und 15 auch die Keimbahnzelle grün getönt.

#### Tafel 7.

Fig. 1. Schnitt durch die Ebene der ersten Furchungsspindel.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch das 2-Zellenstadium.  $S^I$  = erste Keimbahnzelle, mit Körnchenrest.

Fig. 3. Schnitt durch die Ebene der Spindeln des 2-Zellenstadiums.  $RK$  = Richtungskörper.

Fig. 4—6. Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium. Drei aufeinanderfolgende kombinierte Schnittbilder. Sagittalschnitte.

Fig. 4. Spindel des A-Quadranten.

Fig. 5. Spindeln der B- und D-Quadranten. Die Pfeile bezeichnen Lage und Verlauf der Brechungsfurche.

Fig. 6. Spindel des C-Quadranten.

Fig. 7 u. 8. Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium, Querschnitte.  $D^{II}$  =  $S^{II}$  = zweite Keimbahnzelle.

Fig. 7. Ansicht vom animalen Pol.

Fig. 8. Schnitt in der Höhe der unteren Sphären von  $C^{II}$  und  $A^{II}$ .

Fig. 9—11. Übergang vom 8- zum 16-Zellenstadium. Horizontal-schnitte.

Fig. 9. Ansicht des vegetativen Poles.  $D^{III} = S^{III} =$  Keimbahnzelle.

Fig. 10. Ansicht des animalen Poles.

Fig. 11. Ansicht des vegetativen Poles.  $S^{III}$  ebenfalls in Mitose.

Fig. 12. Ende des IV. Teilungsschrittes. Seitenansicht.

Fig. 13. Folgender Schnitt, sagittal.

#### Tafel 8.

Fig. 14. Übergang vom 16- zum 31-Zellenstadium. Ansicht des vegetativen Poles.  $D^{IV} = S^{IV} =$  Keimbahnzelle.

Fig. 15. Schnitt durch die Ebene der Spindel von  $S^{IV}$ . 31-/32-Zellenstadium.

Fig. 16. VI. Teilungsschritt (32-/62-Zellen).  $Ae =$  Äquator. Seitenansicht.  $Kz^V =$  Urkeimzelle,  $En^V =$  Urentodermzelle.

Fig. 17. Folgender Sagittalschnitt.  $B^{V11}$  zwischen den sek. Ectodermzellen.

Fig. 18. Dasselbe Stadium wie in Fig. 16. Seitenansicht. Spiegelbildliche Lage von  $Kz^V$  und  $En^V$  zu denen in Fig. 16.

Fig. 19. 62-/63-Zellenstadium. Teilung der Urentodermzelle.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium.

Fig. 21. Sagittalschnitt. VII. Teilungsschritt des Blastoderms.

Fig. 22. Sagittalschnitt. Mesodermzellen in der VII. Teilung begriffen.

Fig. 23. Aufsicht auf den vegetativen Pol. Mesodermring in VII. Teilung.  $\rightarrow Sag =$  Sagittalachse.

Fig. 24. Querschnitt. VII. Teilung der beiden Entodermzellen. 2 Mesodermringe.

Fig. 25. VIII. Teilungsschritt des Blastoderms. Querschnitt.

Fig. 26. Dasselbe Stadium. Urkeimzelle schon in VI. Teilung. Querschnitt.

#### Tafel 9.

Fig. 27. Ansicht des vegetativen Poles. VIII. Teilung des inneren Mesodermringes. 6 Mesodermzellen.

Fig. 28 u. 29. Dasselbe. 8 Mesodermzellen. VI. Teilung von  $Kz^V$ .

Fig. 30. Dasselbe. 7 Mesodermzellen.

Fig. 31. Gastrulation. Querschnitt. IX. Teilung des Blastoderms.

Fig. 32. Dasselbe. Die beiden Mesodermringe.



- Fig. 33 u. 34. Horizontalschnitte durch dasselbe Stadium.  
Fig. 33. Innerer Mesodermring um die beiden Urogenitalzellen.  
Fig. 34. Äußerer Mesodermring um die 4 Entodermzellen.  
Fig. 35. Querschnitt. VIII. Teilung der Entodermzellen.  
Fig. 36. Dasselbe in einem Horizontalschnitt.  
Fig. 37. Aufsicht auf den Blastoporus. X. Teilung des Blastoderms.  
Fig. 38. Beginnender Schluß des Blastoporus. Schnittrichtung nicht bestimmbar.  
Fig. 39. Schnitt. IX. Teilung der Mesodermzellen. Schluß des Blastoporus.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Das Visceralskelet von *Pristiophorus*.

Von

Dr. Ludwig Hoffmann.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 10 und 11 Abbildungen im Text.

In einer früheren Arbeit (1912, p. 348) konnte ich auf Grund meiner Untersuchung des Neurocraniums der Gattung *Pristiophorus* den Nachweis liefern, daß diese eine Zwischenform zwischen Haien und Rochen darstellt, die den letzteren in sehr vielen Punkten nahekommt. Befunde an der Wirbelsäule und dem Schultergürtel konnten diese Auffassung bestätigen, und eine weitere Stütze würde ohne Zweifel die Untersuchung des Visceralskelets dann abgeben, wenn deren Ergebnisse in positivem Sinne ausfallen. Aber noch ein anderer Umstand ließ die Untersuchung des Visceralskelets wünschenswert erscheinen. REGAN (1908) hat eine Pristiophoridenform, *Pliotrema*, mit 6 Kiemenspalten kurz beschrieben (vgl. auch HOFFMANN, 1912, p. 307), von der Herr Prof. VERSLUYS im Britischen Museum Material untersuchen konnte. Seine Ergebnisse liegen mir vor. Es ist ohne weiteres klar, daß dieses Auftreten einer Form mit 6 Kiemenspalten in einer hoch spezialisierten Gruppe von Selachiern ein Licht wirft auf die Entstehung der 6. Kiemenspalte in der Stammesgeschichte derselben und infolgedessen von großer theoretischer Tragweite sein wird. Da ich diese Untersuchung und ihre Folgerungen in einer besonderen Arbeit zu behandeln gedenke,

schien mir vorher eine Behandlung des Visceralskelets von *Pristiophorus* wünschenswert, zumal frühere Arbeiten nur in geringem Maße auf diesem Gegenstand eingehen (HASWELL, 1884, p. 99, JAEKEL, 1891, p. 34). Vgl. auch die Abbildung GARMAN'S (1913, tab. 64, fig. 1).

Zu vorliegender Arbeit stand das gleiche *Pristiophorus*-Material zur Verfügung, das auch zu der früheren Untersuchung (1912) benutzt wurde, nämlich ein 27 cm langer Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* und weiter die vordere Körperregion samt Schultergürtel eines in Formol konservierten *Pristiophorus japonicus* (l. c., p. 240). Von ersterem wurde die Kiemenregion in Schnitte von 25  $\mu$  Dicke zerlegt und dann diese in Hämatoxylin-Pikrofuchsin gefärbt. Von *Pristiophorus japonicus* wurde ein Skeletpräparat angefertigt, wobei eine modifizierte Skeletfärbung nach LUNDVALL (1912) treffliche Dienste leistete. Zur Färbung des Knorpels verwendete ich eine Lösung von Dahlia 0,1 g auf 100 g 95% Alkohol, zur Färbung der Kalkprismenschicht die von LUNDVALL (l. c., p. 642) angegebene Alizarinlösung, 20 g gesättigte Lösung in 95% Alkohol auf 100 g 70% Alkohol und 1% Essigsäure. Beide Lösungen wurden nach den Angaben LUNDVALL'S zur Doppelfärbung gemischt verwendet. Wie zu erwarten war, färbte das Alizarin die Kalkprismen rot, was auch hier natürlich auf die Bildung von Alizarin-Kalk-Lack zurückzuführen ist, während der hyaline Knorpel durch Dahlia blau gefärbt wurde. Färbung und Differenzierung in schwach essigsauerm Wasser und Alkohl 70% fanden bei einer Temperatur von 40° C statt.

### 1. Die Lippenknorpel.

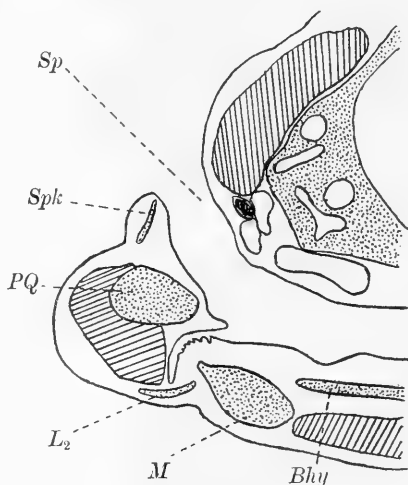
An dem *Pristiophorus nudipinnis*-Embryo fand ich nur 2 als Lippenknorpel zu deutende Knorpelstücke. Das erste liegt am ventralen Außenrande des Oberkiefers unter dessen Vorsprung. Sein Vorderende ist frei und ohne jede Beziehung zum Oberkieferknorpel, während seine größere hintere Partie sich der ventralen Kante des Oberkiefers anlehnt, die die dem Muskelansatz dienende Grube von unten begrenzt. In derselben Lagebeziehung trat dieser Lippenknorpel auch am Skelet von *Pristiophorus japonicus* auf (Taf. 10, Fig. 5  $L_1$ ). Einen weiteren Knorpel, der sich vielleicht als Lippenknorpel deuten ließe, fand ich nur noch auf meinen Schnittserien durch den *Pr. nudipinnis*-Embryo (Textfig. A  $L_2$ ). Er ist sehr klein und liegt oberflächlich, dicht unter der Haut im Mundwinkel. Nur auf

eine kurze Strecke lehnt er sich dem Außenrande des unteren Kieferstückes an. An dem erwachsenen Tiere von *Pr. japonicus* war er trotz der Skelettfärbung und bei sorgfältigster Präparation nicht zu finden.

Da die meisten Haie 3 Lippenknorpel (2 obere und 1 unteren) besitzen, so wäre die Frage zu erörtern, welchen davon die bei *Pristiophorus* gefundenen Knorpelstücke entsprechen. Deshalb sollen an dieser Stelle zunächst die Befunde bei anderen Selachiern behandelt werden. Für *Scymnus*, *Centrophorus* und *Acanthias* fand GEGENBAUR (1872, p. 213) je 2 obere und 1 unteren Labialknorpel.

Fig. A.

Querschnitt durch die rechte Hälfte des Kopfes von *Prist. undipinnis*. In Höhe des Spritzloches. 13:2. *Sp* Spritzloch. *Spk* Spritzlochknorpel. *L<sub>2</sub>* eventueller unterer Lippenknorpel; Knorpel punktiert; Muskel schraffiert.



Für letzteren kann ich diesen Befund an Hand von Schnittserien durch einen etwa 18 cm langen Embryo bestätigen. Bei diesem liegen die oberen Lippenknorpel in Falten zwischen Oberkiefer und Auge, die der Länge nach von der Nasenkapsel zum Mundwinkel führen. Der untere Labialknorpel artikuliert mit dem hinteren oberen in der Falte des Mundwinkels und erstreckt sich dann nach hinten und medianwärts auf die Ventralseite des Unterkieferstückes. Im Gegensatz zu den Angaben K. FÜRBRINGER's (1903, p. 366), der *Chlamydoselachus* und von den Spinaciden *Scymnus*, *Echinorhinus*, *Centrophorus* und *Acanthias* untersucht hat, ist bei meinem Exemplar der hintere Lippenknorpel weniger stark entwickelt, während an einem Embryo von *Rhina squatina*, der im wesentlichen mit GEGENBAUR's Angaben (1872, p. 212) übereinstimmte, der hintere bedeutend größer ist als der vordere.

Diese schwächere Ausbildung eines der beiden oberen Lippenknorpel führt zu den Formen hin, bei denen wie bei *Pristiophorus* nur ein oberer vorhanden ist. Hierher gehört zunächst *Heptanchus*, bei dem das betreffende Stück von K. FÜRBRINGER als hinterer oberer

Labialknorpel gedeutet wird (1903, p. 366). *Hexanchus griseus* besitzt dagegen nach GEGENBAUR (1872, p. 212) 2 obere, die bei dem FÜRBRINGER'schen Exemplare zu einem verschmolzen sind, während der untere fehlt. Was *Spinax* anlangt, so stimmen beide Forscher darin überein, daß nur 1 oberer Labialknorpel vorhanden ist, der von ihnen jedoch verschieden gedeutet wird. GEGENBAUR erklärt ihm für den vorderen oberen, da nach seiner Ansicht bei einer Rückbildung der Knorpel dieselbe häufiger den hinteren träfe, wofür auch Befunde bei *Heterodontus* sprächen. Schon oben war darauf hingewiesen, daß nach FÜRBRINGER bei den meisten Spinaciden der hintere Labialknorpel stärker entwickelt ist. Da weiter nach seinen Angaben bei *Centrina* von 2 oberen der vordere zuweilen rudimentär sein kann und das betreffende Stück seiner Lage nach mit dem hinteren oberen von *Centrophorus granulosus* übereinstimmt, so kommt er zu dem Schluß, daß bei *Spinax* der vorhandene obere Knorpel als der hintere aufgefaßt werden muß. Anders liegen nach meinen Befunden zweifelsohne die Verhältnisse bei *Pristiophorus*, wo der einzige vorhandene Knorpel weit von dem Mundwinkel entfernt gelegen ist, in dessen Nähe bei den meisten Selachiern die Gelenkverbindung des hinteren oberen mit dem unteren Lippenknorpel liegt. Schon aus diesem Grunde muß meiner Meinung nach das obere Knorpelstück von *Pristiophorus* als ein vorderer Lippenknorpel bezeichnet werden. Falls man den von mir im Mundwinkel des Embryos gefundenen Knorpel überhaupt als Lippenknorpel anführen wollte, wäre wegen seiner Lage zum Unterkiefer nur die Deutung als unterer Lippenknorpel möglich, und diese Ansicht würde dann wegen der getrennten Lage beider Knorpelstücke eine weitere Stütze für die oben ausgesprochene Auffassung bilden, wonach der obere Labialknorpel bei *Pristiophorus* als der vordere zu deuten ist. Damit halte ich es jedoch keineswegs für ausgeschlossen, daß auch bei anderen Selachiern der vordere Lippenknorpel zuerst eine Reduktion erfahren kann.

Konnten allgemein bei der überwiegenden Mehrzahl der Haie 3 Lippenknorpel nachgewiesen werden, die im Bezug auf Lage und Gestalt bis zu einem gewissen Grade miteinander übereinstimmen, so zeigen die Rochen in den verschiedenen Gruppen entweder keine oder derartig modifizierte Knorpelstücke, daß ihre Deutung als Labialknorpel recht hypothetisch erscheint. Einleuchtend ist noch die Auffassung GEGENBAUR's (1872, p. 217), der 2 in der Nasenklappe liegende Knorpel bei *Raja* als Lippenknorpel deutet. Es dürfte

aber zu weit gehen, daraus die Verhältnisse bei *Myliobatis* und *Rhinoptera* ableiten zu wollen, bei denen nach GEGENBAUR (l. c.) nur der vordere Lippenknorpel in den Nasenvorhang übergegangen ist, während 2 im Kieferwinkel gelagerte kleine Knorpelchen bei letzterem als Rudimente des hinteren oberen und des unteren Lippenknorpels gedeutet werden, von denen bei *Myliobatis* nur ein dünnes Knorpelstäbchen vorhanden ist (l. c., tab. 9 fig. 6 F). Noch weiter geht er bei *Trygon*, wo er ein unpaares, noch dazu aus Faserknorpel bestehendes Stück, das vor dem Oberkiefer zwischen den Nasenkapseln gelegen ist, als Lippenknorpel auffaßt (tab. 11 fig. 4 L). Ähnliche unpaare Knorpelstücke an derselben Stelle möchte dann auch K. FÜRBRINGER (1903, p. 369) bei *Myliobatis aquila* und *Torpedo* für den Lippenknorpeln entsprechende Gebilde erklären. Die Schwierigkeiten einer derartigen Deutung hat er selbst erkannt, da dann *Rhinoptera*, wo jener unpaare Knorpel auch vorhanden ist, im ganzen 4 Lippenknorpel aufzuweisen hätte.

Viel wichtiger erscheint mir jedoch der Befund bei den primitiven Familien der Rochen, bei den Rhinobatiden und Pristiden, deren systematische Stellung ich in einer früheren Arbeit erörtert habe (1912, p. 335). GEGENBAUR selbst hat *Rhynchobatus laevis* untersucht und scheint den Lippenknorpeln entsprechende Gebilde nicht gefunden zu haben, da er sie weder erwähnt noch abbildet. Nur K. FÜRBRINGER (1903, p. 369) hat bei *Rhynchobatus djeddensis* eine einzige quer über den Mundwinkel hinwegziehende Spange gefunden, über deren Deutung als oberer oder unterer Labialknorpel er im Unklaren ist, die aber dem zweiten Lippenknorpel von *Pristiophorus* der Lage nach ähnelt. Ich selbst habe weder an einem Exemplar von *Rhinobatus thouini* (34 mm lang) trotz vorheriger Skelettfärbung noch an Schnittserien durch einen Embryo von *Pristis perrotteti* und durch ein älteres Tier von *Oxypristis cuspidatus* (vgl. 1912, p. 240) auch nur Spuren von Lippenknorpeln feststellen können.

Wenn demnach gerade bei primitiven Rochen mit einer einzigen dazu in seiner Deutung noch zweifelhaften Ausnahme die Lippenknorpel fehlen, so dürfte es wahrscheinlich sein, daß sie bei den älteren Rhinoraji ganz oder größtenteils verloren gegangen sind. Dann ist auch in der Deutung jener unpaaren präoralen Knorpelstücke bei *Torpedo*, *Trygon* und Myliobatiden als Lippenknorpel große Vorsicht geboten sein.

Wenn wir jetzt bei *Pristiophorus* von dem ventralen, oberflächlich gelegenen Knorpelblättchen absehen, dessen Beziehung zu einem

Lippenknorpel immerhin recht zweifelhaft erscheint, so tritt hier, wie oben gezeigt, nur ein einziger relativ schwach ausgebildeter Lippenknorpel auf. Hinsichtlich der Reduktion der Labialknorpel nähert sich demnach unsere Form mehr den primitiven Rochen, da bei den meisten Haien 3 in ihrer Lage zueinander und zum Kieferknorpel ziemlich konstante Lippenknorpel vorhanden sind.

## 2. Der Kieferbogen.

Die Mundöffnung (Taf. 10 Fig. 4 u. 5) hat bei *Pristiophorus* eine quere rochenähnliche Gestalt, die am ehesten an den Zustand von *Raja* erinnert. Entsprechend der Mundspalte bilden denn auch die Kieferbogen quere Spangen, deren beide Hälften nur einen sehr stumpfen Winkel miteinander eingehen, während sie bei den Haien, insbesondere bei *Centrophorus*, unter nahezu rechtem Winkel aufeinanderstoßen. Andererseits stimmt der Oberkiefer jedoch mit dem der Haie im Vorhandensein des Palatobasalfortsatzes (Taf. 10 Fig. 5 u. 6 p) überein, der in der palato-basalen Gelenkfläche am Cranium artikuliert. Infolge der rochenähnlichen Verbreiterung der Mundöffnung, aber auch infolge der Verlagerung des Bogens nach hinten, liegt der Vorderrand des Palato-Quadratum in einer Höhe mit dem Hinterrand des Auges (L. HOFFMANN, 1912, p. 288), ventral von der Ansatzstelle des Augenträgers und dem Austritt des N. oculomotorius. Die Palato-Basalverbindung liegt dadurch ventral vom Trigeminusaustritt.

Vom vorderen dorsalen Rande des Oberkieferknorpels erhebt sich der Palato-Basalfortsatz (Taf. 10 Fig. 4 u. 5 p) und bildet einen nach oben und innen gerichteten Vorsprung, auf dessen innerem und vorderem Ende die Gelenkfläche liegt. Mit dieser artikuliert er am Seitenrand der Basalplatte, die hier als vordere Begrenzung dieser Gelenkfläche einen Höcker bildet, so daß die Articulation teils auf diesen Höcker, teils auf die Seitenwand des Craniums zu liegen kommt. Infolge der Ausbildung der Basalplatte (1912, p. 288) zeigt die Basis cranii an dieser Stelle keine ähnliche starke Einbuchtung wie besonders bei den Spinaciden. Das führte mich (l. c.) zu dem Ergebnis, daß hier die Palato-Basalverbindung gegenüber den Spinaciden bis zu einem gewissen Grade modifiziert und rückgebildet sei, worin ich mit JAEKEL (1891, p. 36) übereinstimme. Weiter aber sah ich darin Beziehungen zu den Rochen, bei denen die Palato-Basalverbindung vollständig fehlt (1912. p. 288).

VON HUXLEY (zit. n. GEGENBAUR, 1872) und GEGENBAUR (1872, p. 187) wurden zwei Teile des Oberkieferknorpels unterschieden, die bei den Notidaniden durch das Gelenk am Postorbitalfortsatz des Craniums getrennt sind; von diesen wird der hintere phylogenetisch ältere Quadratum, der vordere jüngere Palatinum genannt. An der Grenze beider findet sich bei Notidaniden eine fortsatzartige Verlängerung mit einer Gelenkfläche, die am Postorbitalfortsatz des Craniums articuliert, nach GEGENBAUR (l. c.) die zweite und primitive Verbindung des Kieferbogens mit dem Cranium. Sie fehlt bei den übrigen rezenten Selachiern und auch bei *Pristiophorus*. Bei letzterem zeigen beide Teile ähnlich wie bei den Rochen nur geringe Gestalts- und Größenunterschiede an der Übergangsstelle, und nur ein Vorsprung (Taf. 10 Fig. 4 u. 5 m) bezeichnet die Grenze. Dieser ist nach der Seite gerichtet und endigt als dorsoventral abgeplattete Spitze, während sie sich bei den Spinaciden, insbesondere bei *Centrophorus calceus* (GEGENBAUR, 1872, tab. 12 fig. 1), mit verbreitertem Vorderende nach oben erstreckt. An ihm läuft auch eine quer gerichtete Leiste aus, die sich an der Außenfläche des Quadratus findet und die Ursprungsstelle des Adductors vergrößert. Auch JAEKEL (1891, p. 36) ist die Rückbildung der Palato-Basalverbindung, ebenso die schlanke, im Querschnitte abgerundete Gestalt der „Kieferäste“ aufgefallen. Da er jedoch jede Beziehung zu den Rochen bestreitet, so gibt er für diese Punkte sowie für die rochenähnliche Art der Bezahnung einen anderen Grund an, nämlich die starke Ausbildung des Rostrums, die eine Rückbildung des ganzen Gebisses zur Folge haben soll.

Die beiden Unterkieferhälften, die ebenfalls durch eine walzenförmige und dadurch rochenähnliche Gestalt ausgezeichnet sind, besitzen eine verhältnismäßig feste Verbindung untereinander. Eine Copula (Basimandibulare) konnte ich weder an den Schnittserien durch den Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* noch am präparierten Skelet von *Pr. japonicus* nachweisen. Das war bis zu einem gewissen Grade zu erwarten, da eine solche nur bei sehr tiefstehenden Selachiern bisher nachgewiesen wurde, wie *Chlamydoselachus* (K. FÜRBRINGER, 1903, p. 381), bei *Hexanchus* (individuell) und *Somniosus* (WHITE, 1896, p. 60), ferner bei *Somniosus rostratus* und *Centrina salviani* durch HELBIG (1904, p. 428), während sie den höher differenzierten Haien und den Rochen fehlt. FÜRBRINGER (l. c.) hat noch an dem Kieferknorpel bei der Mehrzahl der Spinaciden flache Einbuchtungen zur Aufnahme der Lippenknorpel nachgewiesen, die



bei der geringen Ausbildung der Lippenknorpel bei *Pristiophorus* nicht vorhanden waren.

Was die Verbindung beider Kieferstücke anlangt, so besitzt auch *Pristiophorus*, wie die meisten Selachier, jederseits ein doppeltes Gelenk, dessen Articulationen völlig voneinander getrennt sind. Bei dem medianen Gelenk, das etwas schwächer ausgebildet ist, articuliert ein auf einem Fortsatz des Unterkiefers befindlicher Gelenkkopf (Taf. 10 Fig. 4 *uk*) in einer Pfanne des Oberkiefers, während der lateral von ihr gelegene Gelenkkopf der zweiten Articulation in der lateralen Pfanne des Unterkiefers eingelenkt ist (Taf. 10 Fig. 4 *ok*). Da beide Gelenke den meisten Selachiern mit nur geringen Ausnahmen und Abweichungen zukommen, so wird man kaum mit ihrer Hilfe systematische Beziehungen zu einer bestimmten Gruppe von Selachiern feststellen können.

### 3. Der Spritzlochknorpel.

Der Spritzlochknorpel ist bei *Pristiophorus* ein einziges, breites Knorpelstück von ovaler Gestalt, das der Vorderwand des Spritzlochs zur Stütze dient (Textfig. A *Spk*). Er lehnt sich mit seinem unteren Rande dem Palato-Quadratum an und ist an diesem durch Ligamente befestigt. Auch auf den Schnittserien durch den Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* waren weitere Knorpelstücke nicht zu finden.

Damit steht auch *Pristiophorus* in diesem Punkte im Gegensatz zu den meisten Haien, insbesondere zu den Spinaciden; denn bei diesen finden sich stets mehrere Knorpel in der Vorderwand des Spritzlochs. So besitzen *Centrophorus calceus* und *granulosus* je 3 (GEGENBAUR, 1872, p. 199), *Scymnus* hat 2 gleichgroße, *Spinax* nach GEGENBAUR (l. c.) 2 verschiedengroße, während FÜRBRINGER (1903, p. 391) bei diesem Tiere 4 nachweisen konnte, von denen der am weitesten mediale eine plattenförmige Verbreiterung zeigt. Ich selbst fand bei einem 18 cm langen jungen *Acanthias* 4 Stücke. Knorpel 1 und 2 sind relativ kleine, rundliche Stäbchen und liegen am weitesten dorsal und außen; 3 und 4 liegen medial davon, sind bedeutend größer und gliedern sich nach hinten in 2 Fortsätze.<sup>1)</sup>

1) Das Auftreten von 4 gesonderten Knorpelstäbchen, von denen 2 dazu noch eine weitere Gliederung zeigen, spricht selbstverständlich für die Auffassung GEGENBAUR's (l. c.) und K. FÜRBRINGER (1903, p. 392), wonach der Spritzlochknorpel aus Radien des Kieferbogens entstanden ist,

Dieser Befund dürfte doch auch dafür sprechen, daß der Spritzlochknorpel durch Verschmelzung aus mehreren Knorpeln entstehen kann, eine Entstehungsweise, die von K. FÜRBRINGER (l. c.) besonders bei *Heterodontus* und von GEGENBAUR (l. c.) bei den Torpedines angenommen wird. Andererseits sprechen sich aber beide Forscher noch für eine andere Art der Entstehung aus, nach der der Spritzlochknorpel durch Verbreiterung eines einzigen Knorpelstabes entstanden ist, wie es die erwähnten Befunde bei *Spinax* wahrscheinlich machen. Wenn wir von den Galeoidei absehen, sind noch die Befunde von *Centrina* mit 1 (FÜRBRINGER, l. c.), *Somniosus* 2 (WHITE, 1895, p. 302) und *Squatina* mit 1 (GEGENBAUR, l. c.) hervorzuheben. Zeigen demnach die Mehrzahl der Haie, insbesondere die Spinaciden, mehrere Spritzlochknorpel, so stehen dem die Rochen gegenüber. Denn bei diesen findet sich, wenn man von den in diesem Falle spezialisierten Torpedines absieht, stets nur ein einziger Knorpel, der bei *Pristis* und *Rhynchobatus* unansehnlich ist, bei *Raja*, *Trygon*, *Myliobatis* ein querliegendes, muschelförmig vertieftes Stück bildet (GEGENBAUR, l. c.). Infolgedessen weist *Pristiophorus* auch in diesem Falle den typischen Rochenzustand auf.

#### 4. Der Zungenbeinbogen.

Der Zungenbeinbogen besteht bei *Pristiophorus* aus Hyomandibulare, Hyoid und Basilhyale (Hyoidcopula), von denen die beiden erstgenannten in einer ähnlichen Beziehung zueinander stehen wie bei den Haien.

Was die Gestalt des Hyomandibulares anlangt, so besitzt es keine ähnlich starke Breitenausdehnung und nicht den massiven Bau wie bei zahlreichen Haien, sondern ist im Querschnitt rundlicher und gleicht dadurch mehr dem von *Pristis* und *Rhynchobatus* (Taf. 10, Fig. 1 u. 4 *Hm*). Vor allem nimmt es eine ganz andere Lage zum Cranium ein, indem es nicht nach vorn und abwärts gerichtet ist wie bei den meisten Spinaciden (vgl. insbesondere *Centrophorus calceus*, GEGENBAUR, 1872, tab. 12, fig. 1), sondern sich in

---

im Gegensatz zur Auffassung DOHRN's (1886, p. 38), nach dem sich der Spritzlochknorpel aus einem besonderen Visceralbogen entwickelt hat. Hierbei darf nicht unerwähnt bleiben, daß auch JAEKEL (1895, p. 70) bei den Pleuracanthiden sogar 5 isolierte Knorpelstücke gefunden hat, die sich als Reste echter Kiemenradien des Mundbogens erwiesen (JAEKEL, 1906, p. 156).

der Hauptsache nach hinten und aufwärts erstreckt. Seine Befestigung am Schädel habe ich bereits früher (1912, p. 282) erörtert und dabei folgende Darstellung dieser Articulation gegeben: An dem Cranium „ist es zur Ausbildung von 2 Gelenkpfannen gekommen, einer hinteren ( $g_1$ ) und einer vorderen ( $g_2$ ) . . . Der Gelenkpfanne entsprechend ist auch der Gelenkkopf des Hyomandibulares modifiziert. Er ist ebenfalls dorsoventral stark verflacht und in horizontaler Richtung in die Länge gezogen. Er besitzt 2 Vorsprünge, die die beiden Gelenkköpfe für die beiden Pfannen abgeben“ (vgl. hierzu Taf. 10, Fig. 1 u. 4  $p_1$  u.  $p_2$ ). „Zwischen beiden befindet sich auf dem Hyomandibulare eine flache Mulde“ (l. c.,  $Mu$ ), „in die der Gelenkfortsatz ( $gf$ ) (Haifortsatz) des Craniums hineinpaßt. . . . „So weicht *Pristiophorus* hier schon vollkommen von dem typischen Verhalten der Haie ab und bildet den Ausgangspunkt eines Zustandes, wie er für die rostrumtragenden Rochen, die Rhinoraji, charakteristisch ist“ (l. c. p. 283).

Der Außenrand des Hyomandibulare läuft hinten in einen nach vorn gerichteten Vorsprung aus, den Mandibularfortsatz, der die Verbindung mit dem Kieferapparat herstellt (Taf. 10, Fig. 1 u. 4  $Mf$ ). Er ist an der Innenseite der Kieferarticulation befestigt, zwischen beiden Gelenken und in der Hauptsache an der Außenseite des inneren Gelenkfortsatzes des Unterkiefers. Von dem Kieferbogen ist das Hyomandibulare an dieser Stelle durch ein ligamentartiges Gewebepolster getrennt, so daß an dieser Stelle ein eigentliches Gelenk fehlt. Bei den Haien findet sich dagegen hier eine komplizierte Gelenkverbindung mit dem Kieferapparat. Die nach vorn gerichtete Protuberanz des Hyomandibulares ruht auf einem vom Unterkiefer gebildeten Fortsatz, dem Sustentaculum GEGENBAUR's (1872, p. 169), der meist auf der Hinterseite desselben und dementsprechend auch hinter der gesamten Kieferarticulation liegt, während der obere Teil des Vorsprungs des Hyomandibulares in eine Vertiefung des Oberkieferknorpels eingreift. Infolgedessen weicht *Pristiophorus* in diesen Punkten von den Haien ab, wobei zugleich auch der starke Mandibularfortsatz des Hyomandibulares Anklänge an die Rochen zeigt; dieser stellt aber insofern einen primitiven Typus dar, als die Verlängerung des Hyomandibulares ähnlich wie wohl auch bei den Torpedines noch nicht eingetreten ist. Auf der Oberfläche des Hyomandibulares verläuft in der Längsrichtung eine stumpfe Kante, die sich in der hinteren Hälfte zu einem mäßigen Vorsprunge erhebt und Muskelinsertionen dient. Sie entspricht der von GEGENBAUR bei *Pristis* be-

schriebenen (1872, p. 174), die als starke Leiste bei *Rhynchobatus* auftritt und hier in ihrem mittleren Teile einen ansehnlichen kielartigen Fortsatz bildet. Ein präpariertes Skelet von *Raja clavata* zeigte eine *Rhynchobatus*-ähnliche Ausbildung dieser Leiste. Wir sehen deshalb auch in diesem Punkte eine Annäherung an die Rochen, die noch dadurch verstärkt wird, daß sich auch bei diesen die komplizierte Hyomandibularverbindung vieler Haie mit dem Unterkiefer vereinfacht hat.

Hinter dem Mandibularfortsatz (*Mf*), der sich hier in der Hauptsache nach vorn erstreckt, liegt, mit ihm fast in gleicher Höhe, auf der Unterseite des Hyomandibulares die Pfanne für den Gelenkfortsatz des Hyoids. Wir haben also hier den typischen Haizustand, da noch die Gelenkverbindung zwischen Hyomandibulare und Ceratohyale besteht, die doch bei der überwiegenden Mehrzahl der Rochen aufgegeben ist, so daß bei letzteren das obere Zungenbeinstück lediglich die Funktion eines Trägers des Kieferapparats erhalten hat. An dieser Stelle scheint es mir doch wichtig, daß auch noch bei einer Gruppe von Rochen, den Torpedines, die Befestigung des unteren Hyoidstückes am Hyomandibulare besteht (GEGENBAUR, 1872, p. 172), nur daß sie hier bereits an den hinteren oberen Rand derselben zu liegen kommt.

Das Hyoid hat sich bei *Pristiophorus*, entsprechend seiner haiähnlichen Verbindung mit dem Hyomandibulare, noch nicht differenziert wie bei den Rochen. Es bildet ein einziges Knorpelstück, daß der Hinterseite des Unterkieferstückes sehr dicht angelagert ist (Taf. 10 Fig. 2 u. 4 *Hy*). Es ist seitlich zusammengedrückt und verbreitert sich stark nach dem Hyomandibulargelenke hin, während es nach dem Basihyale hin schmaler und dünner wird. Sein die Verbindung mit dem Hyomandibulare vermittelnder Gelenkfortsatz ist verhältnismäßig groß.

Bei den Rochen hat das Hyoid die Beziehungen zum Unterkiefer aufgegeben, so daß es sich nicht mehr mit diesem bewegt, und einen engen Anschluß an die Kiemenbogen gefunden. Indem es gleichzeitig die Stützfunktion des Hyomandibulares in der Vorderwand des ersten Kiemenspaltes übernommen hat, erfüllt es jetzt die Funktion eines ganzen Kiemenbogens und muß nun an den Bewegungen des Kiemenapparats teilnehmen. Das hat eine Teilung in zwei miteinander articulierende Stücke zur Folge, zu denen bei *Raja*, *Rhynchobatus* und *Pristis* noch ein drittes oberes hinzukommt. Diese Darstellung, die den Ausführungen GEGENBAUR's (1872, p. 171)

entnommen ist, bringt also den Standpunkt zum Ausdruck, daß Hyomandibulare und Hyoid Abkömmlinge eines einzigen und zwar desselben Visceralbogens sind, eine Ansicht, die heute allgemein zur Herrschaft gelangt ist. Ihr steht die Auffassung DOERN'S (1886, p. 25) entgegen, wonach „im Hyoidbogen von Hause aus mindestens zwei Visceralbogen enthalten sind“ und „der Tatbestand bei den Rochen als das Ursprünglichere, die Verhältniss bei den Haifischen als das Abgeleitete, als das Vereinfachte, Reduziertere in Anspruch zu nehmen“ sind (l. c., p. 26). Aber auch diese Auffassung kann nichts an der Tatsache ändern, daß *Pristiophorus* hier den typischen Haizustand zeigt.

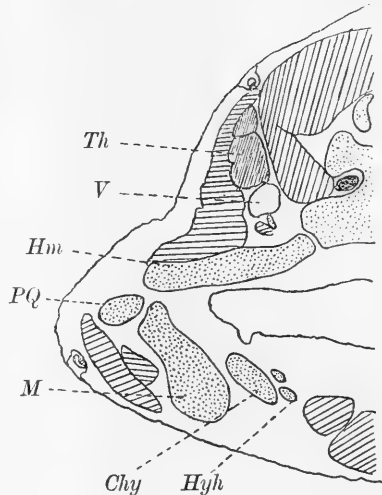
Traten am Hyoid und Hyomandibulare wesentliche Übereinstimmungen mit den Haien auf, so hat dagegen das Basihyale (Hyoidcopula) eine typisch rochenähnliche Gestalt. Es bildet eine schmale, vorn konvexe, hinten konkave schwache Spange (Taf. 10 Fig. 2 u. 4 *Bhy*), die die beiden Hyoidstücke miteinander verbindet. Die etwas verbreiterten Enden sind schräg abgesetzt, mit einer nach hinten gerichteten Spitze. Die Copulae der Haie sind demgegenüber kurzgedrungene Stücke mit zum Teil geradem oder gar konvexem Hinterrande, wie bei *Heptanchus* (Textfig. D *Bhy*), *Heterodontus*, *Hexanchus* (Textfig. E), *Scymnus* (Textfig. H), *Squatina*, zuweilen auch noch etwas verbreitert wie bei den Spinaciden (*Somniosus* (Textfig. G *Bhy*) *Acanthias*, *Spinax*, *Centrophorus* (vgl. GEGENBAUR, 1872, tab. 18, 19; K. FÜRBRINGER, 1903, tab. 18, fig. 28). Am nächsten kommt die *Pristiophorus*-Copula der von *Raja* (Textfig. K), die eine ähnliche bogenförmige, nur noch etwas schmalere Spange bildet, bei der die etwas verbreiterten Seitenränder in eine nach hinten gerichtete Spitze auslaufen. Dieser Zustand führt dann zum Verhalten von *Pristis* und *Rhynchobatus* hin, aus dem sich wiederum der Befund bei *Trygon* erklären läßt. Bei ersteren ist ein schmaler, mittlerer Teil zu unterscheiden und 2 dazu im Winkel stehende Seitenteile (GEGENBAUR, tab. 14 fig. 1 u. 2 C). Letztere entsprechen den nach hinten gerichteten Spitzen der *Pristiophorus*- und *Raja*-Copula und erreichen einen extremen Zustand bei *Trygon*, wo sie die großen seitlichen Schenkel des Basihyales bilden (GEGENBAUR, l. c., tab. 14 fig. 3). Bei *Torpedo marmorata* ist jedoch nach GEGENBAUR (l. c., p. 179) das Basihyale geschwunden. Doch zeigt ein von K. FÜRBRINGER (1903, p. 412) beschriebenes Exemplar von *Torpedo ocellata* (Textfig. J *Bhy*) insofern ein Zwischenstadium, als hier der Prozeß der Rückbildung gerade eingeleitet ist. Denn die unteren

Hyoidstücke zeigen hier je einen nach innen gerichteten Fortsatz, der der betreffenden Copulahälfte entspricht, nur daß es nicht zu einer medianen Verbindung derselben gekommen ist und keine Abgliederung vom Hyoide stattgefunden hat.<sup>1)</sup>

Auf Schnittserien durch den Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* wurde ventral von der Hyoidcopula und medial und hinter dem Ceratohyale ein kleines Knorpelstück gefunden, das als Rest eines Hypophyales gedeutet werden könnte (Textfig. B *Hyk*), da es zwischen Hyoid und Hyoidcopula liegt und enge Lagebeziehungen zu diesen zeigt; denn es liegt in der Randverbindung, die diese beiden Stücke miteinander verbindet, während eine ähnliche Beziehung zu dem Ceratobranchiale 1 nicht besteht. Es bliebe noch die Frage zu erörtern, ob dieses Knorpelstück nicht

Fig. B.

Querschnitt durch den Kopf von *Pr. nudipinnis* in Höhe des Hyomandibulargelenkes. 13:2. Knorpel punktiert; Muskel grob, Thymus fein schraffiert. *Th* Thymus. *V* Jugularvene. *Hyh. ev.* Rest eines Hypophyales.



als eine Abgliederung der nach hinten gerichteten Spitze des Hyoidcopula aufgefaßt werden muß. Dafür spricht ohne Zweifel die enge Bandverbindung und Lagerung zu diesem und weiter die Tatsache, daß ähnliche Abgliederungen auch bei anderen Selachiern vorkommen. So fand HELBIG (1904, p. 415), daß sich bei *Echinorhinus spinosus* das hintere Horn der Hyoidcopula rechtsseitig als selbständiges Knorpelstück abgegliedert

1) Nicht ganz klar ist eine Angabe GARMAN's (1913, Tafelerklärung zu tab. 64), in der er sagt: „The copula, *bhy*, [von *Pristiophorus*], is divided into sections, segmented, and distinct from the cartilages behind it; in the ray it is unsegmented and is attached to the ceratohyals, *chy*.“ Denn weder bei Haien noch auch bei *Pristiophorus* findet sich jemals eine gegliederte Hyoidcopula (Basihyale), und stets sind ihre lateralen Teile mit den Ceratohyalia verbunden. In diesen von GARMAN angegebenen Punkten besteht also kein Unterschied zwischen Haien und Rochen, und noch weniger zwischen *Pristiophorus* und den Rochen. Anscheinend hält GARMAN die Ceratohyalia von *Pristiophorus* für Teile der Hyoidcopula.

hat. Paarig findet sich dieser Knorpel in ähnlicher Lagebeziehung bei den Laemargiden, und zwar bei *Somniosus rostratus* nach HELBING (1904, p. 435) und bei *Somniosus borealis* nach HELBING (l. c., p. 415) und WHITE (1895, Textfig. G *Hy*<sub>1</sub><sup>2</sup>), der sie jedoch als Hypobranchialia des 1. Kiemenbogens auffaßt.<sup>1)</sup>

Andrerseits spricht für die Auffassung jener Knorpel als Hypohyalia die Tatsache, daß sie für andere Selachier nachgewiesen sind. So hat sie K. FÜRBRINGER (1903, p. 385) bei sämtlichen 4 von ihm untersuchten Exemplaren von *Heptanchus* gefunden, bei dem sie von BRAUS (1906, p. 553, fig. 1 G *H*) auch an embryonalem Material nachgewiesen wurden. Weniger eindeutig sind die Befunde bei den Laemargiden. Hier hat zuerst WHITE (1895) am Vorderrande des Ceratohyales bei einigen Exemplaren von *Somniosus borealis* (Textfig. G *Hyh*?) Skeletelemente gefunden (vgl. auch HELBING, l. c.), die zwar nicht regelmäßig vorkommen, aber von ihm als Hypohyalia gedeutet werden. Sie fehlen bei *Somniosus rostratus* nach HELBING (1904, p. 424) ganz und gar. FÜRBRINGER (1903, p. 395) sieht in ihrer abweichenden Lage ein wichtiges Moment, das gegen die Auffassung dieser Knorpel als Hypohyalia bei Laemargiden spricht, da „ihre Lage nicht zu dem Bilde, das man sich von der Genese der Hyoidcopula gemacht hat, paßt“. Dagegen wird die Deutung der erwähnten Knorpelstücke bei *Heptanchus* und *Pristiophorus* als Hypohyalia durch das Verhalten des Hyoidbogens bei den Pleuracanthiden gestützt (JAEKEL, 1895, p. 73, fig. 1). Hier ist es zwar noch nicht zur Bildung einer Copula gekommen, aber die beiderseitigen Bogen haben je ein basales Stück abgegliedert, das der Copula + Hypohyale entspricht und somit den Übergang zur Gliederung der Kiemenbogen rezenter Haie darstellt (vgl. K. FÜRBRINGER, l. c.).<sup>2)</sup> Für GEGENBAUR (1898, p. 423) ist dagegen das

1) Bei *Chlamydoselachus anguineus* erklärt GARMAN (1885/1886, p. 11) zwei seitlich nach hinten gerichtete Vorsprünge des Basihyales für die den Hypohyalia entsprechenden Gebilde, wofür meiner Ansicht nach eine Begründung fehlt (Textfig. F *Hy*<sub>1</sub><sup>2</sup>). GOODAY (1910, p. 545) hat diese Fortsätze auch festgestellt und hält sie ohne Zweifel für Repräsentanten der Hypobranchialia des 1. Kiemenbogens, ausgehend von der irrigen Ansicht, daß sie GARMAN (l. c.) in demselben Sinne gedeutet habe. Nach seiner Auffassung haben sie ihre Unabhängigkeit aufgegeben, um mit der Masse des Basihyales zu verschmelzen.

2) Noch mehr spricht in diesem Sinne sein Befund am Zungenbein von *Acanthodes* (1906, p. 13 u. 17, fig. 10 *d*<sub>1</sub>), an dem er 4 Glieder feststellen konnte, von denen er das 4. als Hypohyale deutet.

Fehlen der Hypohyalia bei anderen Selachiern maßgebend. Daher glaubt er, daß der Hyoidbogen hinsichtlich seiner Gliederzahl und der Entstehung der Basishyales eine Sonderstellung einnehme, wenn er sagt: „Am Hyoid scheint die Concrescenz am Endgliede vor sich zu gehen, ohne daß eine Trennung in Copula (Basishyale) und Copulare (Hypohyale) erfolgt ist.“ Die bisherigen Befunde bei den Selachiern geben demnach noch keine genügende Klarheit über das Auftreten und die Entstehung der Hypohyalia. Auch bei *Pristiophorus* halte ich die Deutung der erwähnten Knorpelstücke als Hypohyalia durchaus nicht für die einzig mögliche Erklärungsweise; denn auch die naheliegende Auffassung, daß sie sich sekundär von der Hyoidcopula abgegliedert haben, ist nicht ganz von der Hand zu weisen.

Allgemein zeigen diese Ausführungen, daß *Pristiophorus* hinsichtlich seines Zungenbeines noch nicht die Differenzierung der Rochen erreicht hat. Im einzelnen läßt zwar das Hyomandibulare verschiedene Beziehungen zu diesen erkennen, wie die doppelte Gelenkbildung am Schädel, die Ausbildung einer stumpfen Kante mit Vorsprung für die Muskelinsertionen auf seiner Oberfläche und die einfache Gelenkverbindung mit dem Kieferapparat. Auch JAEKEL (1891, p. 36) ist diese rochenähnliche Art der Befestigung aufgefallen. Er kann jedoch auch in ihr nur „eine aus der gleichen Funktion hervorgegangene Convergenzerscheinung erblicken . . ., welche unter dem gleichen Einfluß der Verbreiterung des Kopfes den gleichen Weg der Differenzierung eingeschlagen hat“. Bei Berücksichtigung meiner früheren (1912) und jetzigen Befunde müssen aber auch diese rochenähnlichen Merkmale als Ausdruck enger Verwandtschaftsbeziehungen zu den Rochen betrachtet werden.

Andrerseits zeigt der Zungenbeinbogen hinsichtlich seiner Gliederung und hinsichtlich der Beziehung dieser Glieder zueinander und zum vordersten Kiemenspalte ein typisch haiähnliches Verhalten: das Hyoid bildet ein einziges am hinteren Ende des Hyomandibulares articulierendes Stück, das demnach nicht wie bei den meisten Rochen seine Verbindung mit dem Hyomandibulare gelöst und sich dabei an dessen Hinterseite nach oben verschoben hat. Dadurch ist es nicht in enge Lagebeziehungen zu dem Kiemenapparat getreten, was sonst wohl wie bei den Rochen eine Zerlegung in mehrere Stücke zufolge gehabt hätte, wobei gleichzeitig dem Hyomandibulare seine Funktion als Stütze des dorsalen Teiles der ersten Kiemenspalte genommen worden wäre. Das hätte natürlich auch den Ver-



lust der Radien zur Folge gehabt. Bildeten so das Hyomandibulare und ein eingliedriges Hyoid, die beide miteinander gelenkig verbunden sind, genau wie bei den Haien die Stütze der Vorderwand der Kiemenspalte, so muß hier doch erwähnt werden, daß eine Gruppe von Rochen, die Torpedinidae, bis zu einem gewissen Grade eine Zwischenstellung zwischen beiden Zuständen einnimmt. Denn bei diesen besteht noch eine gelenkige Verbindung des Hyoids mit dem Hyomandibulare (GEGENBAUR, 1872, p. 172), die jedoch an den hinteren oberen Rand des letzteren gerückt ist.

### 5. Die Radien des Zungenbeinbogens.

Die Radien des Hyoidbogens sind bei *Pristiophorus* durch die geringe Zahl der Gabelungen ausgezeichnet. Am Hyomandibulare

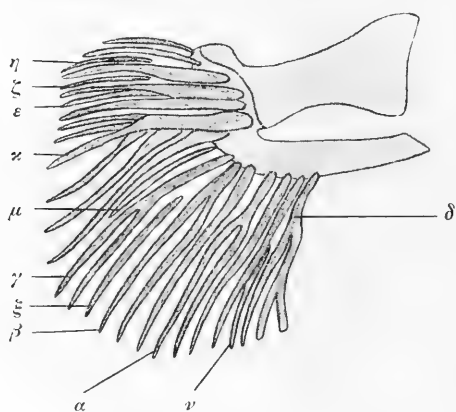


Fig. C.

Zungenbeinbogen mit Radien von *Pr. japonicus*.  
1,2:1.

des älteren *Pr. japonicus* finden sich nur etwa 4 Radien, deren Basis unmittelbar an diesem befestigt ist (Textfig. C), und zwischen ihnen noch 7—8 kürzere Stücke ( $\epsilon$ ,  $\zeta$ ,  $\eta$ ). Gabelungen eines Strahles fehlen hier gänzlich. Doch treten zu dem untersten großen Radius 5 kürzere Stücke in engere Lagebeziehung, ohne daß es jedoch mit diesem zu einer festen knorpeligen Verschmelzung kommt (Textfig. C  $\alpha$ ).

Am Ceratohyale treten nur 4 gegabelte Radien auf, von denen 3 eine einfache Zweiteilung aufweisen (Textfig. C  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ), während der unterste ( $\delta$ ) noch eine weitere Gabelung besitzt. Bei weitem der größte Teil der Strahlen ist hier unmittelbar am Hyoid befestigt, und nur 3 kürzere ( $\mu$ ,  $\nu$ ,  $\xi$ ) fanden sich zwischen den distalen Enden der anderen eingelagert. Von den kürzeren liegt der oberste ( $\mu$ ) ziemlich nahe der Verbindungsstelle von Hyomandibulare und Ceratohyale, so daß er sehr wohl als Mittelstrahl aufgefaßt werden kann, wie er sich an den Kiemebogen findet. Ihn für eine Abgliederung des obersten Radius des Ceratohyales anzusehen, halte ich aus Gründen, die weiter unten erörtert werden sollen, nicht für richtig.

Auch an dem 27 cm langen *nudipinnis*-Embryo fanden sich am Hyomandibulare etwa 13 längere und kürzere Stücke, von denen nur 4 an der Basis des Hyomandibulares befestigt waren, während die übrigen zwischen den distalen Enden dieser größeren lagen. Der unterste von diesen, der der größeren Platte anderer Selachier entspricht, ist ungegliedert, ihm sind ähnlich wie bei dem erwachsenen *Pr. japonicus* 4—5 kürzere Radien angelagert, die auch nicht mit dem Hauptstrahl verwachsen sind. Nur der 3. von den größten Strahlen des Hyomandibulares hat eine Dichotomie aufzuweisen. Von dem Ceratohyale gingen etwa 10 Strahlen aus, zwischen deren Spitzen ebenfalls noch einige kürzere eingelagert waren. Eine Gabelung zeigte nur der drittunterste Radius; dagegen war der oberste, der sonst zu einer distal geteilten Platte umgebildet ist, ohne diese Teilungen, nur hatten sich auch ihm ähnlich wie dem untersten Strahl des Hyomandibulares einige kürzere Stücke angelagert, denen aber auch die feste Knorpelverbindung mit dem Hauptstück fehlte.

Zahlreiche Haie besitzen unmittelbar am Gelenk der beiden Hyoidstücke 2 größere, an ihren distalen Enden mehrfach gegabelte Knorpelplatten, über deren Entstehung und phylogenetische Bedeutung GEGENBAUR und FÜRBRINGER entgegengesetzter Ansicht sind. Im Folgenden soll nun unter ausführlicher Berücksichtigung der Zustände anderer Selachier gezeigt werden, daß meine Befunde bei *Pristiophorus* eindeutig für die eine dieser Ansichten sprechen.

Bei den Notidaniden, insbesondere bei *Heptanchus* (GEGENBAUR, 1872, p. 179), sind eine größere Anzahl von Radien gablig geteilt, von denen einige bei *Heptanchus* noch zum Kieferbogen in Beziehung treten. Von *Acanthias*, *Scymnus*, *Centrophorus calceus* u. a. unterscheidet sich unsere Form dadurch, daß bei ersteren an der unmittelbar auf das Gelenk folgenden Strecke des Zungenbeinbogens die Radien und dementsprechend auch ein als Mittelstrahl zu deutendes Gebilde fehlt. Als Ersatz hierfür bilden der unterste größere Radius des Hyomandibulares und der oberste des Ceratohyales an dieser Stelle je eine, in mehrere Fortsätze auslaufende Platte. Nach GEGENBAUR (1872, p. 180) kommt bei *Scymnus* und *Rhina squatina* nur die obere Platte vor. Während jedoch bei letzterer noch 3 einzelne Radien über ihr sitzen, tritt sie bei *Scymnus* als ungegabelter Strahl auf, unter dem sich ein als Mittelstrahl gedeutetes unpaares Stück befindet. Die untere Radienplatte stellt bei *Rh. squatina* einen einfachen unteren Radius dar, der nach der oberen Platte emporgerichtet ist und sich distal mit ihr verbindet. Noch weiter differenziert sind

die Zungenbeinradien bei *Heterodontus*, bei dem „der ganze Reichtum der Strahlen“ auf 2 sehr ausgebildete Radienplatten reduziert ist.

Diese Befunde führen GEGENBAUR (1872, p. 181) zur Ansicht, daß das Bestehen zahlreicher einzelner Strahlen einen niederen Zustand darstellt, „aus dem der höhere durch Rückbildung einzelner und Ausbildung anderer Radien hervorgeht“. Nach ihm kommen also die Platten dadurch zustande, daß sich ein einzelner Strahl plattenartig verbreitert und distalwärts radienartige Fortsätze ausbildet.

An dem Hyomandibulare der Rochen, das keine Beziehungen mehr zur 1. Kiemenspalte hat, fehlen die Radien. Die des Hyoids (Ceratohyales) sind kaum von denen der Kiemenbogen verschieden und demnach zum weitaus größten Teile ungegabelt.

K. FÜRBRINGER (1903, p. 419) findet bei *Chlamydoselachis* etwa 30 Strahlen, nachdem schon GARMAN (1886, p. 1) deren 22 gezählt hatte. Da diese sämtlich isoliert und ungegabelt sind, so bestätigt dieser Befund GEGENBAUR'S Ansicht, daß das Auftreten einzelner isolierter Strahlen einen primitiven Zustand darstellt. Der anderen Auffassung GEGENBAUR'S über die Bildung der Radienplatten aus je einem Strahl stimmt FÜRBRINGER nicht zu. Denn einmal sind die isolierten, rudimentären Radien, die zwischen den distalen Enden der übrigen häufig liegen, nur sehr schwer als Abgliederungen von früher gegabelten Strahlen zu erklären, zumal bei *Chlamydoselachus* derartige Gabelungen der Radien am Hyoidbogen nicht vorhanden sind. Weiterhin fand er bei *Odontaspis* (l. c., p. 421) eine Anzahl scheinbar verzweigter Platten, deren Äste jedoch in ihrer überwiegenden Mehrzahl voneinander und ihrem Hauptstück getrennt waren. Nach diesen Befunden kommen die Platten nicht durch Ausbildung eines einzelnen Strahles und nachträgliche Ramifizierung desselben zustande, sondern durch Konkreszenz, dadurch, daß infolge der Reduktion der kleineren diese mit den größeren zu Platten verschmolzen sind. Für diese Auffassung spricht auch nach ihm entschieden das Verhalten der Kiemenstrahlen bei *Echinorhinus* und *Somniosus*, ebenso die Arkadenbildung, d. i. die Verwachsung der Spitzen getrennter Strahlen, bei *Hexanchus*, *Heptanchus* und in gleichem Sinne das von GEGENBAUR'S Angaben abweichende Verhalten von *Heterodontus*, wo FÜRBRINGER eine bedeutend geringere Zahl von Zinken an den kammartigen Platten fand, von denen noch dazu ein Teil überhaupt nicht mit der Kambasis verwachsen war.

Vergleicht man damit die Befunde bei *Pristiophorus*, so scheint mir zunächst die geringe Zahl der Gabelungen und der Mangel der

Plattenbildung bemerkenswert, ein Verhalten, das bei einem so hoch spezialisiertem Tier, das eine Zwischenform zwischen Haien und Rochen darstellt, etwas überrascht, da jene große Zahl isolierter, ungegabelter Strahlen auf primitive Haie (Notidaniden, *Chlamydoselachus*) hinweisen könnte. Andererseits muß auch darauf hingewiesen werden, daß gerade das gegliederte Ceratohyale der Rochen nur ungegabelte Radien besitzt, die in einer bedeutend größeren Zahl auftreten.

Was nun die Frage nach der Entstehung der Platten anlangt, so scheint mir gerade das Verhalten von *Pristiophorus* unzweifelhaft darauf hinzuweisen, daß diese nicht durch Vergrößerung und Rami-fizierung eines einzelnen Strahles entstehen, wie GEGENBAUR will, sondern dadurch, daß ein Teil der Radien kleiner wird, die sich nunmehr den größeren anlagern und schließlich mit diesen vollständig verwachsen. Denn gerade bei *Pristiophorus* finden sich zahlreiche kürzere, rudimentäre Stücke (Textfig. C  $\mu$ ,  $\nu$ ,  $\xi$ ,  $\epsilon$ ,  $\zeta$ ,  $\eta$ ), die zwischen den anderen eingelagert sind. Am deutlichsten zeigt aber der unterste, größte Strahl des Hyomandibulares diese Art der Entstehung (Textfig. C  $\kappa$ ), da mit ihm eine größere Zahl rudimentärer Radien (5) oben und unten in enge Lagebeziehung getreten sind, ohne daß es jedoch zu einer festen Knorpelverbindung zwischen den einzelnen Teilen gekommen ist. Diese Auffassung wird noch weiter gestützt durch die Befunde beim *nudipinnis*-Embryo. Hier fand sich am Hyomandibulare und Hyoid nur je ein einfach gegabelter Strahl; die Radienplatten waren durch gesonderte, kürzere Knorpelstücke vertreten, die sich ohne feste Knorpelverbindung einem größeren Strahle anlagerten. Daraus geht hervor, daß auch embryonal die Radienplatten als isolierte Knorpelstäbe angelegt werden und daß wohl die Radienplatten der Haie, wie auch FÜRBRINGER annimmt, durch Konkreszenz mehrerer Radien zustande kommen.

## 6. Die Kiemenbogen.

Am vollständigen Kiemenbogen sind im allgemeinen 4 getrennte Knorpelstücke zu unterscheiden, für die wir die zumeist in der englischen Literatur verwendeten Namen beibehalten wollen, da sie klarer sind als die hier in Klammern beigefügten Benennungen GEGENBAUR'S (1872). Von unten nach oben unterscheiden wir demnach an einem Kiemenbogen in der Regel folgende Teile:

1. Hypobranchiale (Copulare),
2. Ceratobranchiale (unteres Mittelstück),

3. Epibranchiale (oberes Mittelstück),

4. Pharyngobranchiale (Basale).

Zu diesen kommen noch einzelne unpaare Stücke, die die ventrale Verbindung der beiderseitigen Bogen untereinander und mit den vorhergehenden und folgenden vermitteln, die Basibranchialia (Copulae); von diesen ist das letzte bei sämtlichen Selachiern vorhanden und durch seine Größe vor den übrigen ausgezeichnet. Wegen seiner Beziehung zum Herzen erhielt es von GEGENBAUR (1872) den Namen Cardiobranchiale.

Basibranchialia: Um bei der Präparation von *Pr. japonicus* keine Basibranchialia zu übersehen, wurde zunächst die Schnittserie von *Pr. nudipinnis* einer genauen Durchsicht unterzogen; dabei stellte sich heraus, daß sämtliche bei anderen Haien vorhandene Basibranchialia bis auf das Cardiobranchiale fehlten und nicht einmal Rudimente von diesen bei dem jungen Tiere vorhanden waren, ein Befund, der dann durch die Präparation von *Pr. japonicus* bestätigt wurde. Das Cardiobranchiale selbst ist sehr groß, größer als bei allen bekannten Haien (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3 C), und hat etwa die Gestalt eines Vierecks mit 2 größeren, hinteren und 2 kürzeren, vorderen Seiten. Die hintere Ecke läuft in einen langen, nicht abgegliederten Fortsatz aus, der beim Embryo in der ventralen Ringmuskulatur des Darmes endigt und dieser als Ansatzstelle und Stütze dient. Die gegenüberliegende Vorderkante ist stumpf und von den beiden kürzeren Seiten begrenzt, an der die 3 Hypobranchialia des 2., 3., 4. Kiemenbogens befestigt sind. An die beiden seitlichen Ecken, die ziemlich stark abgesetzt sind, lehnen sich die Ceratobranchialia des 5. Bogens mit ihren unteren Enden an. Die Unterseite der ganzen Platte ist konkav und dient dem Pericard zur Stütze (Taf. 10, Fig. 2).

Fast in der gesamten Literatur wird darauf hingewiesen, daß die Beurteilung der Basibranchialia der Haie durch die „außerordentlich große individuelle Variabilität auf diesem Gebiete“ (GAUPP, 1905, p. 881) sehr erschwert wird. Denn im einzelnen stimmen die Befunde K. FÜRBRINGER'S weder mit denen von GEGENBAUR noch mit denen anderer Forscher wie WHITE, GARMAN, HELBING, GOODAY und den meinen überein. Aus diesem Grunde sollen hier nur allgemeine, sicher festgelegte Momente zum Vergleich herangezogen werden, die bis zu einem gewissen Grade, und soweit es möglich ist, den Typus einer Art repräsentieren. Aber auch hinsichtlich der Benennung und der Deutung der Basibranchialia herrschten

unter den Forschern Meinungsverschiedenheiten: nach GEGENBAUR (1872, p. 233) sind die Basibranchialia (Copulae) derart angeordnet, daß zwischen je 2 Bogen ein Basibranchiale zu liegen kommt, und zwar das 1. zwischen Zungenbeinbogen und 1. Kiemenbogen, das er mit 1 bezeichnet, und das 5. bei pentanchen Haien zwischen 4. und 5. Kiemenbogen, das dann als Cardiobranchiale persistiert. Im Anschluß an diese Auffassung findet sich verschiedentlich in der Literatur eine genauere Benennung, insofern als jede Copula nach den Kiemenbogen benannt wird, zwischen denen sie liegt; sie finde ich u. a. in dem zur Einführung ausgezeichneten Referate GAUPP's (1895, p. 884), weiter in der neueren, entwicklungsgeschichtlichen Arbeit A. GIBIAN's (1912) verwendet.

Schon JAEKEL (1895, p. 72) hat in seiner wichtigen Arbeit über die Pleuracanthiden darauf hingewiesen, daß einheitliche unpaare Copulae aus sekundärer Verschmelzung paariger Hypobranchialia hervorgegangen seien, und führt als Stütze dieser Ansicht seine Befunde am Zungenbeinbogen und den Kiemenbogen von *Pleuracanthus* an. Eine weitere Bestätigung fand diese Theorie in den vergleichend-anatomischen Untersuchungen FÜRBRINGER's (1903, p. 406) (vgl. auch Textfig. F *Bbr*<sub>2-3</sub>), während die Ontogenese bisher nur das Gegenteil nachweisen konnte (DOHRN, 1884, PARKER, 1878, BRAUS, 1904). Erst die Untersuchung von BRAUS (1906, fig. 1, p. 548 u. 556) an einem Embryo von *Heptanchus* zeigte, daß hier embryonal das Basibranchiale aus 2 Teilen besteht, die sich von den unteren Enden der beiderseitigen Hypobranchialia abgliedert haben. Eine neuere Arbeit von A. GIBIAN (1912) aus dem anatomischen Institut zu Heidelberg konnte diesen Befund an einer großen Reihe von Entwicklungsstadien bei *Acanthias* bestätigen. Danach werden die Basibranchialia ontogenetisch von den unteren Enden der Hypobranchialia abgliedert, wobei entweder diese zunächst miteinander verwachsen und sich dieses verwachsene Stück dann als unpaare Copula abgliedert, oder aber zunächst jedes Hypobranchiale ein Stück abgliedert, die dann zusammen als Copula fungieren (FÜRBRINGER, 1903) und eventuell nachträglich miteinander verschmelzen können. Haben so Paläontologie, vergleichende Anatomie und Ontogenie den Nachweis erbracht, daß die Basibranchialia ihrer Entwicklung nach zu bestimmten Bogen gehören, so halte ich für sie auch eine entsprechende Benennung und Numerierung für angebracht, ähnlich wie sie bisher bereits von FÜRBRINGER (l. c.) angewendet wurde, die zugleich die Beziehung zum zugehörigen Kiemenbogen erkennen läßt. Dem

stände auch deshalb nichts im Wege, weil das betreffende Basibranchiale auch seiner Lage nach stets zum zugehörigen Bogen in Beziehung steht. Ich werde deshalb den Basibranchialia in meinen Ausführungen die Nummer der zugehörigen Bogen geben.

Bei den Notidaniden (GEGENBAUR, 1872, p. 137 u. f.) findet sich die größte Zahl der Basibranchialia (Textfig. D), deren Auftreten nicht allein mit der größeren Zahl der Kiemenbogen in Zusammenhang steht, sondern sicherlich auch einen primitiven Zustand der Stammesgeschichte darstellt. Außer dem Cardiobranchiale sind bei *Heptanchus* Basibranchiale 2, 3, 4, 5 vorhanden (Textfig. D  $Bbr_{2-5}$ ). Wir haben demnach bei diesem Tiere im ganzen 5 Basibranchialia, wobei nur die beiden letzten Kiemenbogen ( $Ce_6$ ,  $Ce_7$ ), der 6. und 7., unmittelbar am Cardiobranchiale befestigt sind. Doch treten auch hier ähnlich wie bei den übrigen Selachiern individuelle Schwankungen auf (vgl. FÜRBRINGER, 1903, p. 406; GARMAN, 1885/86, p. 12), auf die hier nicht eingegangen werden kann. Nur zeigt *Heptanchus indicus* nach HASWELL (1884, p. 89) einen Übergang zu dem Zustand höherer Haie, da hier der 5. Kiemenbogen keine Copula (Basibranchiale) mehr bildet, sondern seine Hypobranchialia direkt am Cardiobranchiale befestigt sind.

Bei *Hexanchus* (Textfig. E) (GEGENBAUR, 1872, p. 137) sind mit dem Cardiobranchiale 4 Basibranchialia vorhanden, von denen die 3 ersten als die des 2., 3. und 4. Kiemenbogens zu deuten sind

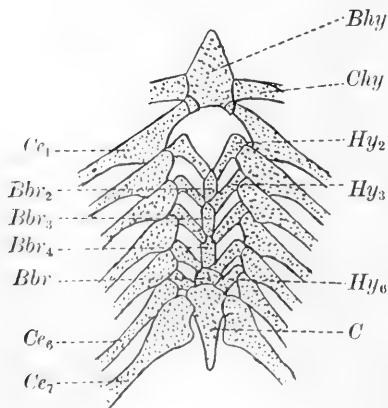


Fig. D.

Ventraler Teil des Visceralskelets von *Heptanchus* (nach GEGENBAUR, 1872).

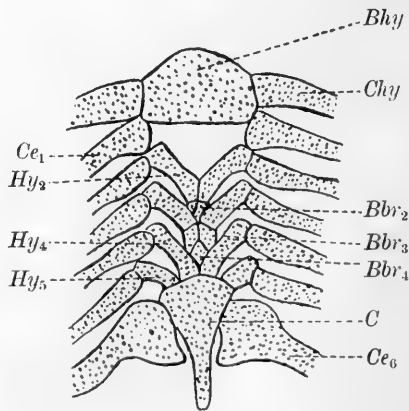


Fig. E.

Ventralseite des Visceralskelets von *Hexanchus* (nach GEGENBAUR, 1872).

(*Bbr*<sub>2-4</sub>). Auch sie zeigen eine verhältnismäßig große Variabilität, wie die Befunde FÜRBRINGER'S (1903, p. 407) und WHITE'S (1896, p. 58) zeigen, und unterscheiden sich besonders auch dadurch vom GEGENBAUR'schen Exemplare, daß bei letzterem die paarigen Basibranchialia 2 und 3 (*Bbr*<sub>2-3</sub>) zu einem verschmolzen sind. In ähnlicher Weise variieren auch die Basibranchialia bei *Chlamydoselachus anguineus* (Textfig. F), wo bestenfalls außer dem Cardiobranchiale die Basibranchialia 2, 3 und 4 auftreten (FÜRBRINGER, 1903, tab. 17, fig. 18). Denkt man sich das 4. Basibranchiale an FÜRBRINGER'S Exemplare mit dem Cardiobranchiale verschmolzen, so kommt man zu dem von GARMAN (1885/86, p. 11) und GOODAY (1910, p. 547) beschriebenen Zustande, wo ein gesondertes 4. Basibranchiale fehlt (Textfig. F *Bbr*<sub>4</sub> + C). Schließlich deutet GOODAY noch einen hinteren unpaaren Fortsatz am Basihyale als Basibranchiale 1 (Textfig. F *Bbr*<sub>1</sub>?).

Wir kommen zu den Zuständen der pentanchen Selachier. Dabei sollen die Asterospondyli weniger berücksichtigt werden, da sie sich sehr früh in anderer Richtung differenziert haben und infolgedessen für eine Verwandtschaft mit *Pristiophorus* weniger in Betracht kommen. *Heterodontus* ist einer von den wenigen pentanchen Haien mit 2 präcardibranchialen Copulae, von denen die eine das bei den meisten übrigen Haien vorhandene Basibranchiale 2 darstellt. Daneben findet sich aber zwischen den Vorderenden der Ceratobranchialia 1 ein von GEGENBAUR (1872, p. 143) als Basibranchiale 1 gedeuteter Knorpel.<sup>1)</sup> Im gleichen Sinne faßt K. FÜRBRINGER (1903, p. 403) im Gegensatz zu GEGENBAUR'S späterer Ansicht (1898, p. 422) ein entsprechendes Stück bei den Pleuracanthiden auf, für das JAEKEL (1895, p. 74) bei *Chlamydoselachus* einen entsprechenden Knorpel gefunden haben will. Schließlich werden auch noch bei *Somniosus borealis* (WHITE, 1895) in ähnlicher Weise gelagerte Knorpel als Basibranchialia 1 gedeutet (Textfig. G *Bbr*<sub>1</sub>?), die jedoch bei den von HELBING (1904) untersuchten Exemplaren von *S. borealis* und *rostratus* fehlten.<sup>2)</sup> In ähnlicher Lage fand auch FÜRBRINGER (1903, p. 404) bei einem Lamniden, *Odontaspis*, einen kleinen Knorpel im Winkel zwischen den Hypobranchialia 2. Schon

1) Die Ansicht GAUPP'S (1905, p. 889), wonach GEGENBAUR (1872) dieses Knorpelstück als Basibranchiale II/III auffassen soll, finde ich nirgends bestätigt.

2) Nach A. GIBIAN (1912, p. 90) fehlt die Anlage dieses Basibranchiale 1 bei Embryonen von *Heterodontus japonicus*, so daß die erwähnte Deutung ontogenetisch nicht bewiesen ist.



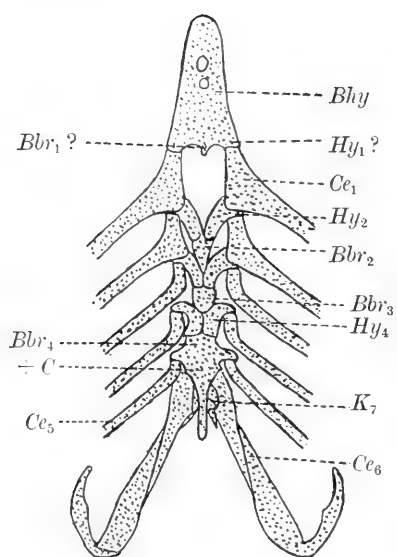


Fig. F.

Fig. F. Ventralseite des Kiemenskelets von *Chlamydoselachus anguineus* (nach GOODAY, 1910). *Bbr*<sub>1</sub> Basibranchiale 1 nach GOODAY. *K*<sub>7</sub> Rest eines 7. Kiemenbogens.

Fig. G. Ventrale Seite des Visceralskelets von *Somniosus borealis* (nach WHITE, 1889).

Fig. H. Visceralskelet von *Scymnus*, ventrale Ansicht (nach GEGENBAUR, 1872). *d* Durchtrittsstelle des Ductus Cuvieri.

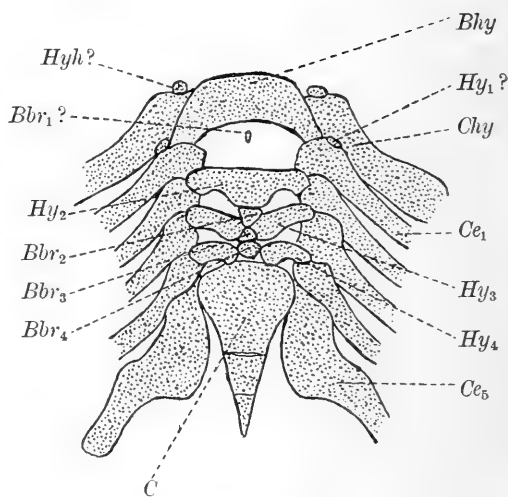


Fig. G.

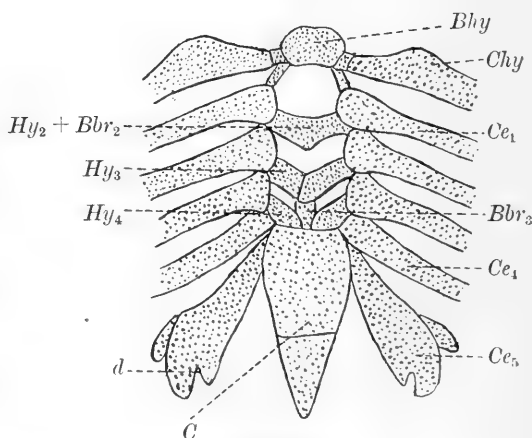


Fig. H.

vorher verdiente an dieser Stelle ein primitiver Spinacide, *Somniosus* (Textfig. G), angeführt zu werden, bei dem sich im extremsten Falle 3 präcardiobranchiale Copulae fanden. Das von WHITE gefundene Basibranchiale 1 wurde bereits erwähnt. Dieses Exemplar zeigte aber auch noch Basibranchialia des 2., 3. und 4. Kiemenbogens (Textfig. G *Bbr*<sub>2,3,4</sub>), Befunde, die von HELBIG für *borealis* und *rostratus* (l. c., p. 453, fig. 23a) bestätigt werden konnten, wenn man die auch hierbei auftretenden individuellen Modifikationen unberück-

sichtigt läßt. Das Cardiobranchiale ist bei diesen Formen meist caudalwärts gegliedert und dient nur den beiden letzten Kiemenbogen unmittelbar als Stütze.

*Centrina* und *Scymnus* (Textfig. F) bilden den Übergang zu den jüngeren Spinaciden. Erstere besitzt neben dem für die Spinaciden typischen Basibranchiale 2 ein größeres rechtes Hypobranchiale 3, dessen medianer Teil von FÜRBRINGER (1903, p. 410) als Basibranchiale 3 gedeutet wird, wobei es dahingestellt bleibt, ob hier eine sekundäre Verwachsung stattgefunden hat oder ob eine Abgliederung unterblieben ist (tab. 18, fig. 37 *Hbr* + *C III*). Das Cardiobranchiale hat hier die für Haie charakteristische Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks. *Scymnus* schließt sich insofern an *Somniosus* an, als auch hier die Hypobranchialia 2 median verschmolzen sind (Textfig. H *Hy*<sub>2</sub> + *Bbr*<sub>2</sub>) und an dieser Stelle die Abgliederung des entsprechenden Basibranchiale 2 unterblieben ist. Dafür ist ein abgegliedertes Basibranchiale 3 (*Bbr*<sub>3</sub>) vorhanden, das auch von A. GIBIAN (1912, Textfig. 10, tab. 4, fig. 4 *C III/IV*) bei Embryonen in ähnlicher Lage gefunden wurde. Dem Cardiobranchiale (*C*) sind infolgedessen nur das 4. und 5. Kiemenbogenpaar unmittelbar angelagert (*Ce*<sub>4,5</sub>); es hat eine typisch 3schenklige Gestalt mit konkavem Vorderrande. Der lange, nach hinten gerichtete Fortsatz ist ähnlich wie bei anderen Haien, *Acanthias*, *Centrophorus* (GIBIAN, l. c.), gegliedert.

Das für *Centrina* charakteristische Basibranchiale 2 tritt auch als typische Erscheinung bei den Gattungen *Spinax*, *Acanthias* und mit einer Ausnahme auch bei *Centrophorus* auf. Während es sich jedoch bei *Spinax* ähnlich wie bei *Heterodontus* hinten mit dem Cardiobranchiale verbindet, stößt es bei den übrigen hinten auf die median aneinander gelehnten Hypobranchialia 3; doch sind in beiden Fällen am Cardiobranchiale 3 Kiemenbogen unmittelbar befestigt. Auch dieses zeigt bei allen die erwähnte relativ schmale Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit schwach konvexem Vorderrande. Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Acanthias* hat auch *Rhina squatina* aufzuweisen, da sich hier lediglich ein Basibranchiale 2 vorfindet. Schließlich verdient noch hervorgehoben zu werden, daß K. FÜRBRINGER (1903, p. 410) bei *Centrophorus granulatus* neben der von GEGENBAUR (l. c.) gefundenen Copula 2 auch noch die bei *Scymnus* vorhandene Copula 3 fand. Auf Grund dieser Befunde bin ich zur Ansicht gekommen, daß für die Spinaciden überhaupt das Vorhandensein von 2 präcardibranchialen Basibranchialia (2 u. 3) das typische

Verhalten darstellt. Diese Auffassung wird sehr wesentlich durch die eingehenden und wichtigen Untersuchungen A. GIBIAN'S (1912) an embryonalem Material unterstützt, die sowohl bei Embryonen von *Acanthias* (l. c., Textfig. 1, 2, 3, 4) wie von *Centrophorus granulosus* (l. c., p. 70, Textfig. 7) und *Scymnus* (l. c., p. 81, tab. 4, fig. 4 CIII/IV; Textfig. 10) eine dem Basibranchiale 3 entsprechende Knorpelanlage fand. Die einzige Ausnahme unter den Spinaciden macht *Centrophorus calceus* (GEGENBAUR, 1872, p. 144), da hier beide Basibranchialia (2 u. 3) fehlen. Leider sind die bisherigen Untersuchungen dieses Tieres wohl infolge des seltenen und schwer erhältlichen Materials nicht so ausführlich, wie man es bei einem derartig interessanten Vertreter<sup>1)</sup> wünschen möchte, insbesondere fehlt es an Angaben über Befunde bei Embryonen und jüngeren Tieren, die in unserem Falle von großer Wichtigkeit wären.

Konnten bei den Spinaciden mit einer einzigen Ausnahme mindestens 1 und in embryonalem Zustande meist 2 präcardiobranchiale Copulae festgestellt werden, so steht diesem Befunde der vollständige Schwund dieses Basibranchialia bei den Rochen gegenüber, während andererseits das Cardiobranchiale eine bedeutende Größe und Breite erlangt hat. Im einzelnen zeigt es bei *Torpedo* (Textfig. J C) eine rechteckige Gestalt mit 2 längeren und 2 kürzeren Seiten und einem längeren Fortsatz am Hinterende. An den in der vorderen Ecke zusammenstoßenden Seiten sind die typisch bogenförmigen Hypobranchialia 2–4 (Textfig. J Hy 2–4) befestigt und an den Seitenkanten die Ceratobranchialia 5 (*Ce<sub>5</sub>*) (GEGENBAUR, 1872, p. 144). In allen diesen Punkten stimmt demnach *Torpedo* mit meinem Befunde bei *Pristiophorus* überein. Das Cardiobranchiale von *Raja* (Textfig. K C) besitzt eine ähnliche Gestalt und Größe, zeigt auch die muldenartige Vertiefung auf der Unterseite, nur finden sich am Vorderrande 2 lange fortsatzartige Körner (Textfig. K Hy<sub>2</sub>), die nach GEGENBAUR (l. c.) als die Hypobranchialia 2 aufzufassen sind, die mit dem Cardiobranchiale einerseits verwachsen, andererseits ihre Verbindung mit den Ceratobranchialia 2 gelöst haben. Bei *Rhynchobatus* hat die Copulaplatte in der Längsrichtung eine geringere Ausdehnung, da hier das fortsatzartige Hinterende bis zur Verbindungsstelle mit dem Ceratobranchiale 5 rückgebildet ist. In anderer Richtung ist

1) Ich bin zu der Ansicht gekommen, daß *C. calceus*, der sich auch in anderen wesentlichen Punkten von den übrigen Vertretern der Gattung unterscheidet, in einer besonderen Gattung untergebracht werden muß.

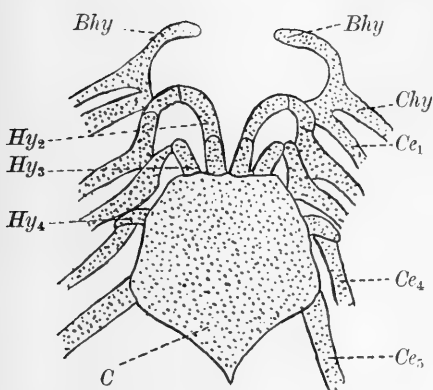


Fig. J.

*Torpedo ocellata*. Dorsale Ansicht  
des Visceralskelets  
(nach A. FÜRBRINGER, 1903).

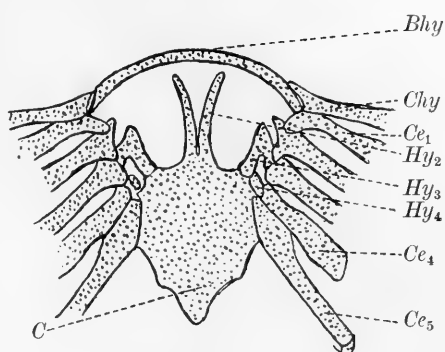


Fig. K.

Ventralseite des Visceralskelets von  
*Raja* (nach GEGENBAUR, 1872).

die Differenzierung bei *Pristis* vorgeschritten, dadurch, daß hier nach GEGENBAUR'S Auffassung (l. c., p. 147) die Hypobranchialia mit dem Cardiobranchiale zu einem plattenförmigen Gebilde verschmolzen sind. Eine ähnliche sekundäre Verschmelzung des Cardiobranchiales mit den Hypobranchialia zeigen auch zahlreiche höher differenzierte Rochen, wie *Urotrygon*, *Urobatis* (GARMAN, 1913, tab. 69), die Potamotrygoniden (l. c., tab. 70), die Dasybatiden (tab. 71), die Myliobatiden und Rhinopteriden (tab. 73 u. 74).<sup>1)</sup>

Hinsichtlich der Umbildung der Basibranchialia stimmt demnach *Pristiophorus* vollkommen mit den Rochen überein. Das für die Rochen charakteristische Fehlen der präcardibranchialen Copulae wurde für *Pristiophorus* nicht nur am erwachsenen Tiere, sondern auch am Embryo konstatiert. Weiter hatte das Cardiobranchiale

1) Eigenartig ist die Auffassung GARMAN'S (1913) von der letzten Copula, dem Cardiobranchiale, die er sowohl bei Haien (tab. 62 hbr<sub>5</sub>) wie bei *Pristiophorus* und den Rochen (tab. 64—71) als Hyobranchiale [gemeint ist wohl Hypobranchiale] des 5. Kiemenbogens deutet, eine Auffassung die in der vergleichend anatomischen Literatur einzig dasteht. Denn die vergleichende Anatomie von GEGENBAUR bis heute ist darin einig, daß das Cardiobranchiale nur als Basibranchialia 5, eventuell als Vereinigung mehrerer hinterer Basibranchialia (Copulae) gedeutet werden kann. Um dies einzusehen, braucht man lediglich die allmähliche Entwicklung des Basibranchiale 5 von den Notidaniden über die Squaliden, Pristiophoriden zu den Rhinoraji zu verfolgen.

im Gegensatz zu den Haien die nämliche Vergrößerung und Verbreiterung erfahren wie bei den Rochen, so daß es wie bei letzteren eine dorsale Decke des Pericardiums bildet und ohne Unterstützung des Ceratobranchiale 5 das Herz und den Ursprung der zuführenden Kiemenarterien gegen schädigende Einflüsse schützt, wie sie durch die Bewegungen des Schlundes bei der Nahrungsaufnahme und Atmung hervorgerufen werden.

Die Hypobranchialia: Wie bei den meisten Selachiern fehlen auch bei *Pristiophorus* Hypobranchialia des 1. Kiemenbogens, ebenso Knorpelstücke, die als Rudimente derselben gedeutet werden könnten. An der vorderen Kante des Cardiobranchiales entspringen sehr dicht beieinander die beiden Hypobranchialia des 2. Kiemenbogens (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3  $Hy_2$ ). Es sind lange, schmale Spangen, die nach vorn zunächst wenig auseinander laufen, dann aber in einem nach hinten und außen offenen Bogen zu den vorderen Vorsprüngen am Unterende des Ceratobranchiale 2 führen, mit denen sie durch Ligamente innig verbunden sind. Diese Verbindungsstelle wird gleichzeitig vom hinteren Vorsprung des Ceratobranchiale 1 ventral bedeckt (Taf. 10, Fig. 2  $P_1''$ ), der mit beiden eine ligamentöse Verbindung eingeht. Seitlich und etwas hinter der Ansatzstelle des Hypobranchiale 2 nimmt das 3. am Cardiobranchiale seinen Ursprung. Es ist bedeutend kürzer und gedrungener als das 2. (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3  $Hy_3$ ). Sein Innenrand lehnt sich zunächst an ein Stück der Außenseite des Hypobranchiale 2 an, dann wendet es sich in ziemlich flachen Bogen schräg nach vorn und außen zum vorderen Vorsprung des Ceratobranchiale 3, mit dem es eine ähnliche Verbindung eingeht wie die am 2. Kiemenbogen beschriebene. Das Hypobranchiale 4 entspringt etwa in der Mitte des vorderen Seitenrandes des Cardiobranchiales (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3  $Hy_4$ ) und ist noch kürzer und gedrungener als das 3. Seine breite Basis liegt hinter und seitlich von der des letzteren und ist von ihm durch eine Lücke getrennt. Es erstreckt sich mit geringer Krümmung direkt seitwärts zum Vorderrande des Ceratobranchiale 4. Wie den bisherigen, so ist auch dieser Verbindung auf der Unterseite der hintere Fortsatz des vorhergehenden Ceratobranchiales angelagert, ebenso sind alle Teile durch ligamentöses Bindegewebe miteinander verbunden. Schließlich ist noch an der lateralen Ecke des Cardiobranchiales, die vorsprungartig mit schräg nach hinten gerichtetem Außenrande abgesetzt ist, das Ceratobranchiale 5 unmittelbar befestigt. Diese Verbindung wird nicht mehr

von dem hinteren Vorsprung des vorderen Ceratobranchiales überdeckt (Fig. 2). Vielmehr reicht der hintere Fortsatz des Ceratobranchiale 4 vor der Ansatzstelle des Ceratobranchiale 5 ziemlich dicht an das Cardiobranchiale heran. Demnach sind bei *Pristiophorus* im ganzen 4 Kiemenbogen am Cardiobranchiale befestigt, und zwar Bogen 2—4 mit ihren Hypobranchialia und der 5., dem ja ein Hypobranchiale fehlt, mit dem Ceratobranchiale.

Unter den übrigen Selachiern finden wir bei den primitiven Haien wie *Heptanchus* (Textfig. D) (GEGENBAUR, 1872, p. 137, BRAUS, 1906, p. 555, fig. 1) Hypobranchialia am 2.—6. ( $Hy_{2-6}$ ) Kiemenbogen.<sup>1)</sup> Sie sind relativ kurz und gerade. Das hat seinen Grund in dem Vorhandensein präcardiobranchialer Copulae (s. o.), an denen sie, mit Ausnahme des 6., befestigt sind. Letzteres verbindet sich mit dem Cardiobranchiale, so daß an diesem mit dem letzten Kiemenbogen, dem, wie bei allen Selachiern, ein Ceratobranchiale fehlt, nur 2 Kiemenbogen befestigt sind. Zu dem Verhalten von *Hexanchus* (Textfig. E) leitet ein Befund HASWELL'S (s. o. S. 178) bei *Heptanchus indicus* hin, bei dem der drittletzte Bogen keine Copula bildet und infolgedessen sich noch ein weiterer Bogen mit dem Cardiobranchiale verbindet.

Bei *Hexanchus* (Textfig. E  $H_{2-5}$ ) besitzen der 2.—5. Kiemenbogen Hypobranchialia, von denen sich die 2 letzten meist dem Cardiobranchiale anschließen (vgl. auch WHITE, 1896, p. 58), so daß hier in der Regel 3 Kiemenbogen am Cardiobranchiale befestigt sind. Im einzelnen ließen sich aber auch hier individuelle Schwankungen feststellen, von denen nur das FÜRBRINGER'sche Exemplar (1903, p. 408, tab. 17, fig. 19) ein gewisses Interesse bietet. Hier ist die Abgliederung des Basibranchiale 4 unterblieben, die Hypobranchialia 5 haben eine quere Stellung vor dem Cardiobranchiale eingenommen und sich median vereinigt. Infolgedessen erreichen die Hypobranchialia 4 nicht mehr das Cardiobranchiale, und es sind im ganzen nur 2 Kiemenbogen zu diesem in direkte Beziehung getreten. Noch größere Schwankungen zeigt in diesem Falle *Chlamydoselachus* (Textfig. F). Hier besitzen nur der 2., 3., 4. Kiemenbogen Hypo-

---

1) Nach GEGENBAUR (1872) und BRAUS (1906) besitzt auch der 1. Kiemenbogen ein Hypobranchiale, das sich nach vorn dem Basihyale anheftet. Dieses Stück wird aber später von Ersterem (1898, p. 423) ähnlich wie bei *Chlamydoselachus* als Neubildung gedeutet, die lediglich als Abgliederung des ersten Bogens aufzufassen ist, vgl. auch *Somniosus* (Textfig. G).

branchialia ( $Hy_{2-4}$ ), sie fehlen dagegen dem 5. und wie bei den übrigen Selachiern auch dem 6. Da weiter nach der Auffassung GARMAN'S (1885/86, p. 11) und GOODAY'S (1910, p. 457) Basibranchiale 4 mit dem Cardiobranchiale verschmolzen ist (Textfig. F), so sind bei ihren Exemplaren die 3 letzten Kiemenbogen am Cardiobranchiale befestigt. Am FÜRBRINGER'schen Exemplare (1903, tab. 17, fig. 18) sehen wir noch den ursprünglicheren Zustand, da hier der Basibranchiale 4 noch nicht mit dem Cardiobranchiale verschmolzen ist und dementsprechend nur der 5. und 6. Bogen an dieses sich anlehnen. Nach den Beschreibungen GARMAN'S (l. c., tab. 9) und GOODAY'S (Textfig. F  $Ce_5$ ) fehlen dem 5. Kiemenbogen Hypobranchialia. Während sie nach GARMAN durch Fortsätze des Cardiobranchiales repräsentiert werden, deutet FÜRBRINGER (1903, tab. 17, fig. 18) ein rudimentäres, vor dem Ceratobranchiale 5 gelegenes Knorpelstückchen in diesem Sinne. Da jedoch auch dem letzten Kiemenbogen 2 solche Knorpel vorgelagert sind, dem doch bei allen Selachiern Hypobranchialia fehlen, so haftet einer derartigen Deutung eine gewisse Unsicherheit an. Noch weniger halte ich eine Annahme GOODAY'S (1910, p. 547) für berechtigt, der in lateralen und nach hinten gerichteten Fortsätzen des Basihyales die Hypobranchialia des 1. Kiemenbogens sehen will (Textfig. F  $Hy_1$ ?).

Auch bei gewissen pentanchen Haien werden ähnliche Knorpelstücke als Hypobranchialia 1 gedeutet, so bei *Heterodontus* (tab. 19, fig. 3), *Rhina squatina* (tab. 19, fig. 1) von GEGENBAUR und *Somniosus* (WHITE, 1895, Textfig. G  $Hy_1$ ?). Bei letzterem wurden sie von HELBING (1904, p. 416) unter Berücksichtigung eines Befundes bei *Echinorhinus* (fig. 11) als Abgliederungen des Basihyales gedeutet. Im übrigen scheinen aber die embryologischen Untersuchungen A. GIBIAN'S bei *Mustelus* und *Heterodontus* (1912, textfig. 8 u. 13) unzweifelhaft darauf hinzuweisen, daß diese Stücke nicht als rudimentäre Hypobranchialia 1 aufzufassen sind, sondern als Abgliederungen des vorderen Fortsatzes am Unterende des Ceratobranchiale 1. Denn ähnliche Knorpelstücke fanden sich selbständig abgegliedert bei den angegebenen Formen und am 2. Kiemenbogen (l. c., p. 91). Abgesehen davon treten bei den übrigen pentanchen Formen nur der 2., 3., 4. Bogen mit Hypobranchialien auf. Mit Ausnahme von *Scymnus* (Textfig. H  $Hy_3$ ) (GEGENBAUR, 1872), *Somniosus* (Textfig. G  $Hy_5$ ) (WHITE, 1895), HELBING, 1904, fig. 15, 23<sub>a</sub>) und *Centrophorus granulosus* (FÜRBRINGER, 1903, p. 410, tab. 18, fig. 28, 37) ist bei den übrigen Formen auch das 3. Hypobranchiale dem Cardio-

branchiale direkt angegliedert, so daß bei diesen Haien und insbesondere bei den Spinaciden die drei letzten Kiemenbogen an ihm befestigt sind. Bei den erstgenannten Tieren sind ähnlich wie bei den primitiveren Notidaniden und *Chlamydoselachus* nur die zwei letzten mit dem Cardiobranchiale unmittelbar verbunden, da der 3. meist an dem hier vorhandenen Basibranchiale 3 befestigt ist (*Somniosus*, Textfig. G, *Scymnus*, Textfig. H). Im allgemeinen sind gerade bei den Spinaciden die Hypobranchialia ähnlich wie auch die 3 von *Rhina squatina* relativ kurze und kaum gekrümmte Stücke, die mit denen der Notidaniden große Ähnlichkeit haben (vgl. Textfig. G, H). Schlanker und dünner sind sie nur bei *Spinax niger* und ähneln damit denen von *Centrophorus calceus*, dem, wie oben erwähnt (S. 182), alle präcardibranchialen Copulae fehlen. Infolgedessen sind hier allein und zum ersten Male unter den Haien auch die Hypobranchialia 2 mit dem Cardiobranchiale direkt verbunden (GEGENBAUR, 1872, p. 140).

Hier schließen sich die Rochen an, bei denen stets präcardibranchiale Basibranchialia fehlen, so daß in der Regel 4 Kiemenbogen unmittelbar am Cardiobranchiale befestigt sind. Bei *Torpedo* (Textfig. J  $Hy_{2-4}$ ) sind die Hypobranchialia (2—4) lang, dünn, spangenartig und von bogenförmiger Gestalt und mit ihren inneren Enden an den vorderen Seiten des Cardiobranchiales befestigt. Sie stimmen also im wesentlichen mit denen von *Pristiophorus* überein, nur insofern wäre ein Unterschied zu konstatieren, als bei *Torpedo* die Hypobranchialia 2 gegliedert sind (GEGENBAUR, l. c., p. 146 u. f.). Auch bei *Raja* (Textfig. K  $Hy_{2-4}$ ) sind die Hypobranchialia des 2.—4. Kiemenbogens vorhanden und in ähnlicher Weise wie bei *Torpedo* am Cardiobranchiale befestigt. Das 3. zeigt die typisch spangenförmige Gestalt, während das 4. ein kleineres Knorpelstück darstellt; beide vermitteln die Verbindung ihrer Kiemenbogen mit dem Cardiobranchiale. Anders steht es mit dem Hypobranchiale 2. Das bildet einen langen hornartigen Fortsatz ( $Hy_4$ ) am Vorderrande des Cardiobranchiales, der mit diesem kontinuierlich verbunden ist, dagegen jede Beziehung zum Ceratobranchiale 2 verloren hat. Bei *Rhynchobatus* ist das Hypobranchiale 4 ähnlich wie bei *Raja* verhältnismäßig klein, die Hypobranchialia 2 u. 3 sind dagegen stark modifiziert durch eine plattenartige Ausbildung ihrer Fortsätze, lassen aber sehr gut die charakteristische bogenförmige Grundform erkennen. Diese Differenzierung ist bei *Pristis* noch weiter vorge-schritten, wo die Hypobranchialia nach GEGENBAUR (1872, p. 147) zu einer plattenartigen Umschließung des Arterienstieles ver-



schmolzen sind. Das primitivere Verhalten repräsentiert demnach in diesem Falle *Torpedo*, das einerseits bei *Raja* zu einer Reduktion, bei *Rhynchobatus* und *Pristis* zur Ausbildung eines eigentümlichen Schutzapparats für die Kiemenarterien geführt hat.

GEGENBAUR (1872, p. 144) charakterisiert den für die Rochen typischen Zustand folgendermaßen: „Bezüglich der ventralen Verbindungen hat die letzte schon bei den Haien sehr vergrößerte Copula noch weitere Ausdehnungen erfahren und nimmt die Copularia von mindestens drei Bogen auf, des zweiten, dritten und vierten, während der fünfte, eines Copulare entbehrende Bogen mit seinem unteren Mittelstück eine direkte Anfügung eingeht.“ In allen diesen Punkten zeigt *Pristiophorus* eine vollständige Übereinstimmung mit den Rochen; diese wird noch dadurch gesteigert, daß er auch im einzelnen mit dem Verhalten von *Torpedo* hinsichtlich Gestalt und Größe der Hypobranchialia und des Cardiobrachiales übereinstimmt, einer Form, die gerade in diesen Punkten zu den Differenzierungen der Rajiden einerseits und der Rhynchobatiden und Pristiden andererseits hinleitet. Damit sind aber zugleich auch die wesentlichen Unterschiede von den Haien hervorgehoben. Denn bei diesen allen und auch bei *Rhina squatina* finden sich neben dem bedeutend kleineren Cardiobrachiale noch Basibranchialia, so daß hier stets eine entsprechend geringere Zahl von Kiemenbogen am Cardiobrachiale unmittelbar befestigt ist. Nur *Centrophorus calceus* zeigt von den zahlreichen untersuchten Spinaciden ein Verhalten, das den Rochen und damit auch *Pristiophorus* nahekommt.

Ceratobranchialia und Epibranchialia: Auch bei *Pristiophorus* zeigen die Mittelstücke eine geringe Abnahme der Länge vom 1.—4. Kiemenbogen, die im wesentlichen die Epibranchialia betroffen hat. Sie sind dorso-ventral abgeflacht, plattenförmig und stehen damit in schärfstem Gegensatz zu der drehrunden Form bei Notidaniden und anderen Haien (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3 *Ce* u. *Ep*). Durch diese Verbreiterung stimmen sie wiederum mit den Rochen überein, an die sie sich auch in der Breitenzunahme der Articulationsstelle beider Stücke anschließen. Von den ventralen, —< förmigen Enden der Ceratobranchialia ist oben schon gesprochen worden. Sie sind stark abgeplattet, sehr dünn und nehmen vom 1.—4. Kiemenbogen an Größe ab. Stets sind sie derart angeordnet, daß jeweils der hintere Fortsatz (Taf. 10, Fig. 2  $P_1$ ) des vorhergehenden Bogens die Verbindungsstelle der folgenden mit seinem Hypobranchiale überdeckt. Während bei Haien hauptsächlich der hintere Fortsatz und

auch dieser erst bei *Acanthias*, *Centrophorus* und vor allem bei *Squalina* zur Ausbildung kommt, weniger bei *Scymnus* (Textfig. H) und den Notidaniden (Textfig. D, E), finden sich bei den Rochen (Textfig. J, K) und *Pristiophorus* (Taf. 10, Fig. 2  $P_1^1$ , vgl. GEGENBAUR, 1872, p. 131) beide Fortsätze.

Ähnlich wie bei den Rochen sind auch die Leisten und Rinnen auf der Außenseite der Mittelglieder vorhanden. Wie die Alizarinfärbung bestätigt, ist die Leiste am Hinterrande besonders stark verkalkt (Taf. 10, Fig. 2  $\alpha$ ). Davor liegt eine länglich ovale Mulde ( $\beta$ ), die nach vorn durch eine ebenfalls stark verkalkte Kante begrenzt wird ( $\gamma$ ), an der die Muskeln des Kiemenseptums entspringen. Diese Kante ist wiederum durch eine seichte Rinne ( $\delta$ ) von dem vorgewölbten Vorderrande ( $\epsilon$ ) getrennt, in der die vordere abführende Kiemenarterie verläuft, während die zuführende Kiemenarterie an der Wurzel der Kiemenradien entlang zieht. Das gilt im wesentlichen für die Ceratobranchialia. Bei den bedeutend kürzeren Epibranchialia findet sich vor dem breiten, stark ausgeprägten und verkalkten Hinterrande eine breite Rinne (Taf. 10, Fig. 1  $\eta$ ), die vorn vom vorgewölbten Vorderrande begrenzt wird. Nach der Articulationsstelle beider Mittelstücke zu laufen die Kanten auf einer gemeinsamen Erhebung aus, die der tiefen Muskelgrube des Adductors auf der Innenseite entspricht und in ähnlicher Weise bei *Raja* und *Rhynchobatus* (GEGENBAUR, l. c., p. 149) auftritt. Gerade mit den Befunden bei diesen Formen stimmen die gemachten Angaben in allen wesentlichen Punkten überein.

Auf der Innenseite der Mittelstücke liegen beiderseits und nahe der Articulationsstelle die sehr breiten tiefen Muskelgruben für die starken aber kurzen Adductores. Ihre tiefste Stelle erreichen sie an dem von der Articulation entfernten Rande, während sie nach dem Gelenke zu seichter werden (Taf. 10, Fig. 5  $Mu$ ). Da auf der Oberseite der Ceratobranchialia die oben beschriebene Muskelgrube ( $\gamma$ ) liegt, so erscheint das Ceratobranchiale an dieser Stelle durchbohrt ( $La$ ), in Wirklichkeit sind jedoch beide Gruben beim erwachsenen Tiere durch eine dünne Knorpellamelle getrennt. Bei den Notidaniden sind die Adductores nur unansehnliche Muskeln, deren Insertionsstelle an den Mittelstücken nicht einmal durch seichte Gruben ausgezeichnet ist. Auch bei den übrigen hier in Betracht kommenden Haien sind sie flach und unbedeutend und nur bei *Acanthias* etwas vertieft (GEGENBAUR, 1872, p. 149). Im Gegensatz hierzu sind die Muskelgruben der Rochen breit und tief, werden aber auch

nach dem Gelenke zu seichter, so bei *Raja* und *Rhynchobatus*. Bei *Torpedo* und *Pristis* sind die Mittelstücke schlanker, infolgedessen auch die Muskelgruben zierlicher und in die Länge gestreckt.

So zeigt *Pristiophorus* hinsichtlich der Mittelstücke in allen wesentlichen Punkten eine vollkommene Übereinstimmung mit den Rochen, besonders hinsichtlich der oberflächlichen Anpassungen an das Gefäßsystem und die Muskulatur und hinsichtlich der starken Verbreiterung, die diese Teile im Gegensatz zu den Haien erfahren haben. Daß diese Art der Ausbildung auch bei *Pristiophorus* mit der Weite der Pharynxhöhle in Zusammenhang steht, dürfte einleuchten (vgl. GEGENBAUR, l. c., p. 150). Denn auch hier ist das ganze Kiemenbogensystem dorso-ventral zusammengedrückt, was die Ausbildung breiterer Platten und starker Muskeln mit tiefen Muskelgruben zur Folge hat.

Pharyngobranchialia: Die Pharyngobranchialia des 1. bis 3. Bogens sind wie bei den meisten Selachiern mit schwach konvexem Innenrande und konkavem Außenrande nach hinten gerichtet (Taf. 10, Fig. 1 u. 3  $Ph_{1-3}$ ). Ihre Basis ist stark verbreitert und besonders bei Pharyngobranchiale 1 und 2 durch eine kleine Ausbuchtung auf der Außenseite abgesetzt, durch die die abführende Kiemenarterie tritt (Fig. 1 u. 3  $ef_{1, 2}$ ). Auf der Unterseite des basalen Teiles findet sich eine flache Muskelgrube (Fig. 3  $Phm$ ).

Eine sehr bedeutende Modifikation zeigt diesen gegenüber das Pharyngobranchiale 4 (Taf. 10, Fig. 1 u. 3  $Ph_4$ ). Es besteht aus 2 Teilen, einem kürzeren vorderen ( $Ph_4v$ ) und einem längeren hinteren ( $Ph_4h$ ), die an ihren äußeren Enden durch eine dünne, wenig verkalkte Knorpellamelle verbunden sind ( $la$ ). Durch die Lücke ( $ef_4$ ), die so von den 3 Teilen des Pharyngobranchiale 4 eingeschlossen wird, tritt die 4. ausführende Kiemenarterie. Bei der doppelten Skelettfärbung (Alizarin-Dahlia) kamen in den beiden Teilen des Pharyngobranchiale 2 gesonderte Verkalkungszonen zum Vorschein, die sich gegen die Articulationstelle am Ceratobranchiale einander nähern. Die hintere längere Hälfte des Pharyngobranchiales legt sich mit ihrem Außenrande dem Epibranchiale 5 ( $Ep_5$ ) an, das hier in einen langen Fortsatz ausgezogen ist. Mit ihm ist es durch eine dicke Knorpellamelle ohne Naht verbunden. Erst durch die erwähnte Skelettfärbung treten an diesen Teilen die stärker verkalkten Zonen hervor, die in ihrer Anordnung das ursprüngliche Verhalten erkennen und deutlich die Grenze zwischen Pharyngobranchiale 4 und Epibranchiale 5 hervortreten lassen. In letzterem konnten 5 voneinander getrennte Ver-

kalkungszonen festgestellt werden, von denen die oberste eine gewisse Ähnlichkeit mit den Pharyngobranchialia der anderen Bogen erkennen läßt und allem Anschein nach ein diesen homodynames Gebilde darstellt. Von den beiden Teilen des Pharyngobranchiale 4 würde nach den Ausführungen GEGENBAUR'S (1872, p. 151) lediglich der vordere Teil einem ganzen Pharyngobranchiale entsprechen, während der hintere längere Teil zu dem kleinen Fortsatz von *Heptanchus* in Beziehung zu setzen ist, der die Verbindung mit Epibranchiale 5 vermittelt.

Die verbreiterten Basalteile überdecken in der Regel einen Fortsatz am vorderen oberen des Epibranchiales des folgenden Bogens, wodurch ebenfalls eine festere Verbindung der Kiemenbogen untereinander erreicht wird. Die Spitzen der Pharyngobranchialia sind ebensowenig wie bei den meisten Rochen unmittelbar an der Wirbelsäule befestigt. Sie reichen jedoch bis auf deren Unterseite und sind hier mit ihr durch schwache Ligamente verbunden.

Der letzte Kiemenbogen: Er besteht wie bei den meisten Haien und Rochen auch hier nur aus den beiden Mittelstücken (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3), dem Epi- und Ceratobranchiale ( $Ep_5$ ,  $Ce_5$ ), die sich ihrer Gestalt und Größe nach sehr wesentlich von den übrigen Kiemenbogen unterscheiden. Die Beziehung zur Kiemenspalte ist nicht so innig wie bei den vorhergehenden Bogen, zumal auch auf der Hinterseite des Spaltes die Kiemenblättchen fehlen. Er hat eben, wie GEGENBAUR (l. c.) bei anderen Selachiern ausführt, seine Funktion geändert, dient jetzt dem ganzen Kiemenapparat zur Stütze und Befestigung und ist zu anderen Teilen in Beziehung getreten, was ebenfalls tiefgreifende Modifikationen zur Folge hatte, die im einzelnen besprochen werden sollen.

Beide Stücke besitzen eine mehr rundliche, im Querschnitt ovale Gestalt, die sie sehr wesentlich von den übrigen Stücken unterscheidet (Fig. 1, 2, 3). Für das Epibranchiale wurde die bedeutende Größe und die Art seiner Befestigung am Pharyngobranchiale 4 bereits erwähnt (S. 190). Besonders auffallend sind die Veränderungen am Ceratobranchiale (Fig. 1, 2, 3  $Ce_5$ ). Gerade dieses zeigt die rundliche, im Querschnitt ovale Gestalt am deutlichsten, ist also nicht dorso-ventral abgeplattet wie die vorhergehenden und läßt die Leisten zum Ansatz, die Kiemenmuskulatur und die Gefäßrinnen vermissen. Gegen die Articulation am Cardiobranchiale wird es etwas breiter (Fig. 1 u. 2), an dem es an der vorsprungartigen Seitenecke befestigt ist. Eine Beziehung zum Ductus Cuvieri, der

bei zahlreichen Haien durch einen besonderen Ausschnitt tritt, fehlte, selbst eine mäßig vorspringende Kante als Rest dieser Bildung wurde nicht gefunden. Ebenso wenig diente er direkt dem Herzbeutel zum Schutz und zur Stütze, von dem er durch Muskulatur getrennt ist und mit dessen dorso-lateraler Ecke er keine direkten Lagebeziehungen eingeht; denn eine derartige Funktion kommt hier lediglich dem Cardiobranchiale zu.

Das Ceratobranchiale artikuliert auf der Unterseite des hier ebenfalls rundlichen Epibranchiales (Fig. 2, 3) und wird von diesem nach hinten durch einen breiten Fortsatz überragt (Fig. 2, 3 *Sch*), der sich, wie ich früher zeigte (1912, p. 315, tab. 16, fig. 26 *ki*), einer kleinen Erhebung am Vorderrande des Schultergürtels anlehnt und mit diesem durch Bandmasse verbunden ist.

Was die anderen Selachier anlangt, so sind es bei den Notidaniden (Textfig. D, E  $Ce_7$ ,  $Ce_8$ ) nach GEGENBAUR (l. c., p. 154) hauptsächlich Fortsatzbildungen und Verbreiterungen, die den bedeutenden Unterschied mit den anderen Kiemenbogen hervorrufen. So bildet bei *Hexanchus* (Textfig. E  $Ce_8$ ) der ventrale Teil des Ceratobranchiales eine sehr breite Fläche, die nur auf ein kurzes Stück am Cardiobranchiale befestigt ist, im übrigen sich jedoch mit diesem durch eine Membran verbindet und so die Schutzfläche für das Pericardium vergrößert. Auch bei den höher stehenden Haien und insbesondere bei den Spinaciden (Textfig. G, H  $Ce_5$ ) zeigt der untere Teil des Ceratobranchiales medianwärts eine plattenartige Verbreiterung; er ist mit der Copula durch Ligamente verbunden, so daß er sich infolge dieser Breitenausdehnung ebenfalls hauptsächlich dem dorsalen Rande des Pericards anlagert und dieses zusammen mit dem Cardiobranchiale vor den Bewegungen des Schlundes bei der Nahrungsaufnahme schützt. Diese plattenartige Verbreiterung hat dann bei zahlreichen Haien (Spinaciden) Beziehungen zum Ductus Cuvieri erhalten. Denn an der Innenseite des verbreiterten Ceratobranchiale tritt bei *Acanthias*, *Scymnus* (Textfig. Hd) und anderen Spinaciden ebenso wie bei *Rhina* ein tiefer Ausschnitt auf, der von einer Zacke überragt wird (GEGENBAUR, 1872). Durch diese Ausbuchtung tritt der Ductus Cuvieri medianwärts zum Sinus venosus. Sie findet sich auch mitsamt der Zacke embryonal bei *Heptanchus* (BRAUS, 1906), wo letztere als Rudiment eines Kiemenbogens gedeutet wird. Auch von A. GIBIAN (1912, p. 90) wird für die Embryonen zahlreicher Haie dieser Fortsatz angegeben (*Acanthias*, *Centrophorus granulosus*, *Scymnus lichia* etc.).

Sein Vorhandensein scheint mir durch die starke Verbreiterung des Ceratobranchiales und die damit zugleich auftretende Beziehung dieses Stückes zum Ductus Cuvieri vollkommen klargestellt, und ich glaube nicht, daß sich ein Beweis für die Vermutung A. GIBIAN's hebringen lassen wird, wonach diese Fortsätze ähnlich wie bei *Heptanchus* als Rudimente eines weiteren Bogens aufzufassen sind. Gegen diese letztere Auffassung spricht schon die Tatsache, daß gerade bei frühen Entwicklungsstadien (Vorknorpel) diese Fortsätze nicht vorhanden sind, sondern erst später angelegt werden, wenn die Verknorpelung schon längst eingetreten ist (GIBIAN, l. c.).

Bei den Rochen, wie *Raja* (Textfig. K  $Ce_5$ ), *Rhynchobatus*, *Torpedo* (Textfig. J  $Ce_5$ ) (GEGENBAUR, 1872, p. 156), hat das 5. Ceratobranchiale eine zylindrische, im Querschnitt ovale Gestalt. Die Beziehungen zum Ductus Cuvieri, die bei zahlreichen Haien in einem Ausschnitt an der Innenseite des Stückes gekennzeichnet waren, ebenso die plattenartige Verbreiterung der Innenseite, die dem Pericard zum Schutz diente, sind weggefallen. „Beide Teilstücke treten wie Strebepfeiler vom vorderen Rande des Schultergürtels convergierend hervor“ und sind ohne eine Beziehung zur einzelnen Kieme zur Stütze des gesamten Kiemengerüsts geworden (GEGENBAUR, l. c.). So hat das untere Stück bei den Rochen neben seiner bedeutenden Länge eine im wesentlichen zylindrische Gestalt erhalten, die den wesentlichen Unterschied von den Haien darstellt.

Derselbe Unterschied kennzeichnet aber, wie oben zu sehen war, das Verhalten von *Pristiophorus*. Denn auch hier fehlte die plattenartige Verbreiterung zum Schutze des Pericards und dementsprechend auch der Ausschnitt zum Durchtritt des Ductus Cuvieri an der Innenseite des Ceratobranchiales. Dieses hat vielmehr eine bedeutende Länge und eine zylindrische Gestalt mit ovalem Querschnitt. Demnach unterscheidet sich *Pristiophorus* wie in den anderen Fällen auch hierin sehr wesentlich von den Haien und stimmt vollkommen mit den Rochen überein.

Radien des 5. Kiemenbogens: Auf der ventralen Seite des Ceratobranchiale 5 liegt bei *Pristiophorus* an der Verbindung mit dem Epibranchiale ein kleines Knorpelstück von etwa viereckiger Gestalt (Taf. 10, Fig 2 R), das durch bindegewebige Ligamente mit dem hinteren Fortsatz des Epibranchiales verbunden ist (*Sch*). Ähnliche Knorpelstücke finden sich in derselben Lage zum 5. Bogen auch bei anderen Selachiern und wurden von STANNIUS (1854, p. 81) als

„Andeutung eines 6. Bogens“ angesehen. Er fand sie bei *Spinax*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Squatina* und zahlreichen anderen Haien. GEGENBAUR (1872, p. 81) bestätigte das Vorhandensein dieser Knorpelstücke für *Spinax*, *Centrophorus*, *Acanthias*, *Scymnus*, *Heterodontus* und andere. Da jedoch bei *Scyllium* deren 4 auftraten, so deutete er sie als rudimentäre Kiemenstrahlen eines 5. Bogens oder eines aus Verschmelzung mehrerer Rudimente entstandenen Radienkomplexes. K. FÜRBRINGER (l. c.) schließt sich dieser Ansicht auf Grund seiner Befunde bei anderen Selachiern, wie *Hexanchus*, *Heptanchus*, *Chlamydoselachus*, und vor allem bei *Odontaspis* an, bei dem sich an der erwähnten Stelle 6 Radienrudimente vorfanden (tab. 17, fig. 23), von denen die beiden oberen und das unterste noch typisch die Gestalt von Kiemenradien hatten. Infolgedessen wird man auch in dem bei *Pristiophorus* gefundenen Stück den Rest von Kiemenstrahlen des letzten Bogens zu sehen haben.

#### 7. Reste überzähliger Kiemen.

Reste überzähliger Bogen, wie sie als kleine Knorpelstücke hinter den unteren Enden der letzten Kiemenbogen gefunden wurden, konnten weder am erwachsenen Tiere noch am Embryo festgestellt werden. Bis jetzt wurden derartige Gebilde bei *Heptanchus* von K. FÜRBRINGER (1903, p. 415) angenommen. Auch BRAUS (1906, p. 547) deutet einen Fortsatz am Hinterrande des letzten Kiemenbogens bei Entwicklungsstadien als Abkömmling eines weiteren Kiemenbogens. Für *Hexanchus* fand FÜRBRINGER (l. c., tab. 17, fig. 19) derartige Knorpel, deren geringe Entfaltung und abweichende Lage jedoch eine Homologisierung fraglich erscheinen läßt. Dagegen wurden allgemein entsprechende Gebilde bei *Chlamydoselachus* in diesem Sinne gedeutet, die aber auch nach Lage, Größe und Zahl stark variieren (FÜRBRINGER, l. c., tab. 17, fig. 20 VII?, HAWKES, 1907, p. 478, GOODAY, 1910, p. 548).

Außer den erwähnten, als Rudimente früherer Kiemenbogen gedeuteten Knorpelstücken, die bis jetzt nur bei Notidaniden und *Chlamydoselachus* (auch *Heterodontus*?) gefunden wurden, werden noch Reste postbranchialer Kiemenspalten beschrieben. Es sind dies die zuerst von VAN BEMMELEN (1885, p. 165) beschriebenen Suprapericardialkörperchen (Ultimobranchialkörperchen GREIL's, 1905, p. 446, postbranchiale Körperchen MAURER's, 1906, p. 143). Ich fand dieses Körperchen als typische Drüse mit Ausführungsgang nach dem Darm

bei dem 27 cm langen *Pr. nudipinnis*-Embryo. Vollkommen entwickelt war das Körperchen nur auf der linken Seite, wo es die gleiche Lage wie bei den übrigen Selachiern hatte, nämlich hinter der medianen Verbindung des Ceratobranchiale 5 mit dem Cardiobranchiale, in dem von beiden Stücken gebildeten nach hinten offenen Winkel. Auf diesem Stadium trugen seine Zellen einen drüsigen Charakter und schienen noch in voller Funktion zu sein, was insbesondere an den großen Zellkernen und der im Plasma vorhandenen Chromidialmasse zu sehen war. VAN BEMMELEN wies dieses drüsenähnliche Organ zuerst bei zahlreichen Selachiern nach, wie *Raja*, *Torpedo*, *Acanthias*, *Squatina*, und traf es auch bei erwachsenen Tieren von *Raja* und *Acanthias*. Nach Lage und Art ihrer Entwicklung (Ausstülpungen der ventralen Darmwand) erklärte er sie für „Reste eines 7. Kiemenspaltenpaares, welches das Ektoderm nicht mehr erreicht und daher seine ursprüngliche Funktion verloren hat“ (1885, p. 168). Auch GREIL (1905, p. 446) hat Entwicklungsstadien von *Acanthias* untersucht und fand sie hier, ähnlich wie auch VAN BEMMELEN (1885) bei *Acanthias*, *Pristiurus*, *Scyllium*, nur linkerseits. Er erblickt „daher in den im vorhergehenden geschilderten Befunden eine unbedingte Bestätigung der Hypothese VAN BEMMELEN's, daß die suprapericardialen Körper der Selachier Reste eines siebenten Kiemenspaltenpaares sind“. Auch der bisher negative Befund bei *Heptanchus* wurde von BRAUS (1906, p. 595) korrigiert, der hier die Anlage eines suprapericardialen Körpers nachwies, der von ihm als 9. Kiemenspalt gedeutet wurde (l. c., p. 547, Textfig. 1, IX).

### 8. Extrabranichialia.

Die Extrabranichialia treten bei *Pristiophorus* entsprechend der Zahl der Kiemenbogen auf und sind sämtlich gut ausgebildet. Die dorsalen Stücke (Taf. 10 Fig. 1 *dEx*<sub>1-5</sub>) sind an ihrer median gelegenen Basis stark verbreitert und völlig voneinander getrennt. Das 1. Dorsale<sup>1)</sup> beginnt medial an dem inneren oberen Winkel des 1. Kiemenspaltes, dorsal von der Vereinigung von Epi- und Pharyngobranchiale, von denen seine Basis durch den 1. Ramus branchialis Vagi und die Vena jugularis getrennt ist. Er überbrückt in einem

---

1) Die Extrabranichialia sind nach den Kiemenspalten numeriert, die sie dorsal resp. ventral umschließen.



Bogen den 1. Kiemenpalt und läuft auf seiner Vorderseite den Spitzen der Hyoidradien entlang. In ähnlicher Weise liegt das 2. Extrabran-  
 chiale (*dEx*<sub>2</sub>) mit seiner Basis dorsal von der Articulation von Epi- und Pharyngobranchiale 2, durchzieht den zugehörigen Thymuskomplex, überbrückt den 2. Kiemenpalt und läuft schließlich dem obersten Drittel der Radien des 1. Kiemenbogens entlang. Einen entsprechenden Verlauf zeigen auch die Extrabran-  
 chialia 3 und 4.

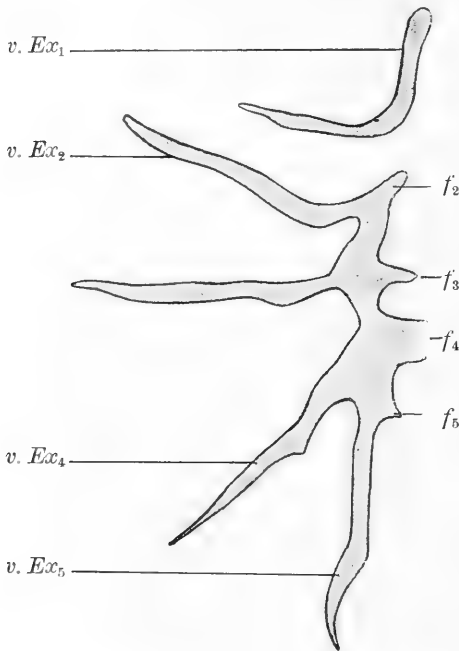


Fig. L.

Ventrale Extrabran-  
 chialia von *Pr. japonicus*;  
 rechte Seite; die lateralen Spitzen sind nach  
 links umgeklappt. 1,2:1.

Der 5. äußere Kiemenbogen (*dEx*<sub>5</sub>) ist bedeutend kleiner, be-  
 ginnt aber auch entsprechend den vorhergehenden an der Innenseite des 5. Kiemen-  
 spaltes, dorsal vom Epibranchiale 5, überbrückt denselben und läuft nun an den Spitzen der oberen Radien des 4. Kiemenbogens entlang. Im all-  
 gemeinen begleiten die Extrabran-  
 chialia nur das oberste Drittel der Kiemenpalten.

Danach haben also sämt-  
 liche 5 dorsalen Extrabran-  
 chialia den gleichen Verlauf: sie beginnen auf der Innen-  
 seite des zugehörigen Kiemen-  
 spaltes, dorsal von der Ver-  
 bindung des entsprechen-  
 den Epibranchiales und Pha-  
 ryngobranchiales (mit Aus-  
 nahmes des 5.), durchqueren den  
 zugehörigen Thymuskomplex,  
 überbrücken den Kiemenpalt,

um auf seiner Außenseite den Spitzen der Radien des vorhergehenden Bogens entlang zu laufen.

Das 1. ventrale Extrabran-  
 chiale (Taf. 10 Fig. 2, Textfig. L *vEx*<sub>1</sub>)  
 nimmt seinen Anfang am unteren Ende des Ceratobranchiales, da  
 wo dieses die Verbindung von Ceratobranchiale 2 mit Hypo-  
 branchiale 2 überdeckt, an der Innenseite des 1. Kiemenpaltes,  
 läuft unter der 1. Kiementasche her auf dessen Außenseite, wo

es den Spitzen der ventralen Radien des Hyoidbogens entlang zieht.<sup>1)</sup>

Die übrigen 4 ventralen Extrabranchialia sind mit ihren basalen Teilen zu einer Platte verschmolzen (Taf. 10, Fig. 2, Textfig. L  $vEx_{2-5}$ ). Embryonal finden sich bei jedem Bogen an dieser Stelle 2 Fortsätze, von denen der eine die feste Knorpelverbindung mit dem vorhergehenden Extrabranchiale vermittelt, während der laterale sich an den zugehörigen Bogen anlehnt (Textfig. L  $f_2-f_5$ ). Das 2. ventrale Extrabranchiale beginnt mit einer basalen Spitze (Taf. 10, Fig. 2) unmittelbar am unteren Ende des Ceratobranchiale 2. Bei dem *Pr. nudipinnis*-Embryo ist die feste knorpelige Verbindung mit dem folgenden noch nicht hergestellt. Ein anderes Exemplar von *Pristiophorus japonicus*, das GARMAN (1913, tab. 64, fig. 1) in seiner eingehenden Plagiostomensystematik abbildet, zeigt die ventralen Extrabranchialia in derselben Ausbildung. Nur sind die basalen Teile nicht vollständig verschmolzen, so daß eine Naht zwischen ihnen noch vorhanden ist. Das Extrabranchiale 2 läuft zunächst unter der 2. Kiemenspalte her und dann an ihrem Außenrande (Vorderande) den Spitzen der Kiemenstrahlen des 1. Kiemensbogens entlang. Eine ähnliche Verbindung mit dem Ceratobranchiale 3 hat der entsprechende Fortsatz ( $f_3$ ) des 3. Extrabranchiales. Besonders breit ist diese Verbindung des 4. äußeren Kiemensbogens ( $f_4$ ). Die Extrabranchialia 3 und 4 haben den entsprechenden Verlauf und die gleiche Lage wie 1 und 2. Auch das 5. beginnt ventral vom unteren Ende des Ceratobranchiale 5 (Taf. 10, Fig. 2  $vEx_5$ ) an der Innenseite des letzten Kiemenspaltes, läuft aber zunächst dem unteren Rande der 5. Kiementasche entlang, dabei im wesentlichen dem Ceratobranchiale 5 folgend, und tritt schließlich, den Schultergürtel fast berührend, mit seinem äußersten Ende auf die Vorderseite der letzten Kiemenspalte. Allgemein war bei dem *Pr. nudipinnis*-Embryo die Vereinigung der Basalteile aller ventralen Extrabranchialia noch nicht zustande gekommen, so daß also eine Verschmelzung dieser Teile sehr spät erfolgt, wenn sie bei *Pr. nudipinnis* überhaupt eintritt. Bemerkenswert ist noch die Beziehung der gemeinsamen Platte zu den Arterien. Da die zuführenden Kiemenarterien dorsal von der Knorpelplatte liegen, so bildet letztere für sie einen nicht

---

1) Diese Beziehung zu den Radien des vorhergehenden Bogens und die Unterführung der Kiementaschen kommt auf Fig. 2 nicht besonders zum Ausdruck, da hier die Kiemenradien weggelassen sind.

unbedeutenden Schutz, der im wesentlichen nur der 3.—5. Kiemenarterie zugute kommt. Wie oben angeführt, treten die lateralen Fortsätze der Extrabranchialia ( $f_2$ — $f_5$ ) dicht an die entsprechenden Ceratobranchialia heran. Zwischen diesen Befestigungsstellen finden sich Lücken zwischen den inneren Kiemenbogen und der Knorpelplatte der Extrabranchialia, durch die die 5., 4., 3. zuführende Kiemenarterie zu ihren Diaphragmen treten.

Bei anderen Selachiern wurden die äußeren Kiemenbogen von RATHKE, CUVIER-DUVERNOY, OWEN (vgl. GAUPP, 1905, p. 895) besprochen. Eingehender hat sie erst GEGENBAUR (1872, p. 164) behandelt. Er fand, daß sich bei *Heterodontus* dorsale und ventrale Bogen berühren und dabei mit einem Viertel ihrer Länge übereinander greifen, während bei den übrigen Haien, wie *Scymnus*, *Galeus*, *Centrophorus* u. a., diese Verbindung nicht zustande kommt. Die Basis der ventralen Extrabranchialia ist bei den meisten Formen etwas verbreitert, nur *Centrophorus calceus* macht insofern eine Ausnahme, als hier die Basalteile des 2., 3., 4. Bogens gabelig geteilt sind. Bei *Spinax* traten nur am 1.—4. Bogen Extrabranchialia auf. Dagegen fand ich auch bei *Acanthias* 5 dorsale und 5 ventrale, die in ihrer Lage mit den anderen Formen übereinstimmen. Von K. FÜRBRINGER (1903, p. 432) werden sie noch für andere Formen angeführt, ebenso von WHITE (1895) und HELBIG (1904) für *Somniosus*. Für alle diese Formen ist die Lage charakteristisch und, wenn wir von der Basis absehen, auch ihre Gestalt, da sie stets Beziehungen zu 2 Diaphragmen aufweisen: sie beginnen mit ihrer Basis an der Innenseite der zugehörigen Kiemenspalte, treten dann aber auf die Außenseite (Vorderseite) über, um hier den Spitzen der Radien des vorhergehenden Bogens entlang zu laufen.

Sehr abweichend davon verhalten sich die Extrabranchialia der Rochen, die sogar in den einzelnen Familien derartige Abweichungen aufweisen, daß ihre Deutung oft auf beträchtliche Schwierigkeiten stößt und es fraglich erscheint, ob sie als den äußeren Bogen der Haie entsprechende Bildungen aufzufassen sind (vgl. FÜRBRINGER, 1903, p. 433). Nach RATHKE (1832) war es auch hier wiederum GEGENBAUR (1872, p. 166), der Rudimente derselben bei *Rhynchobatus* und *Trygon* (tab. 14, fig. 1  $\beta$ ,  $\varphi$ ) nachwies, und zwar als 4 längliche kleine Knorpelchen an den Verbindungsstellen der Ceratobranchialia 1—4 mit den Hypobranchialia. Auch FOOTE (1897, p. 305) konnte für *Raja erinacea* dorsale und ventrale Extrabranchialia als kleine Knorpelchen für den Hyoidbogen und die 4 ersten Kiemenbogen

nachweisen, die bei *Raja radiata* mit Kiemenstrahlen verschmolzen sind und so gewissermaßen den Übergang zu den Befunden bei *Torpedo* zeigten, wo die distalen Spitzen sämtlicher Radien miteinander verschmolzen sind. Schon FOOTE erwähnt die bedeutenden Größen- und Gestaltunterschiede innerhalb der einzelnen Familien der Rochen, für die aber allgemein die plattenähnliche Ausbildung der Basalteile der ventralen Bogen charakteristisch ist, ein Befund, der dann von FÜRBRINGER (1903, p. 433) für *Raja* und *Myliobatus* (tab. 18, fig. 36) bestätigt wird, bei denen die benachbarten Platten eng miteinander verbunden sind. Diese plattenartige Verbreiterung und enge Verbindung benachbarter Basalteile der Extrabranichialia erinnert uns aber an den bei *Pristiophorus* angetroffenen Zustand. Denn hier waren nicht nur die Basalteile plattenartig verbreitert, sondern sogar bereits vollständig zu einer einzigen Platte verschmolzen. Stimmt so *Pristiophorus* hinsichtlich der plattenartigen Verbreiterung der Basalteile und ihrer Verschmelzung mit den Rochen überein, so weist andererseits die starke Ausbildung der Bogenteile auf die Haie hin, so daß *Pristiophorus* auch in diesem Falle eine Zwischenform zwischen beiden Gruppen genannt werden muß.

In der gesamten Literatur fehlen alle Angaben über das Auftreten von Extrabranichialia oder entsprechenden Gebilden bei Pristiden. Doch beschreibt GEGENBAUR (1872, p. 147) eine eigenartige knorpelige Umschließung des Arterienstieles, die seiner Ansicht nach von dem Cardiobranchiale und den Hypobranchialia ausgeht. Er sagt darüber: „Jederseits erhebt sich vom Rande der Copula-Platte, die vorn mit der anderseitigen in einem Rundbogen zusammentrifft. Der diesen Bogen bildende Knorpel setzt sich sowohl nach vorn, als nach der Seite zur Hauptplatte fort und umschließt mehrere Durchlässe für die Kiemenarterien. Ein medianer Durchlaß (tab. 14, fig. 2 a b) besteht eine Strecke weit als Canal, durch welchen der die beiden vordersten Kiemenarterien entsendende Arterienstamm tritt. Zu beiden Seiten dieses Canals öffnet sich ein kürzerer Durchlaß (c), dem zur Seite noch ein dritter (d) sich findet.“

Diese Umschließung des Arterienstieles auf der ventralen Seite kann meiner Ansicht nach nicht durch Umbildung und Fortsatzbildungen der Copulaplatte erklärt werden. Ebenso wenig kann die Umbildung der Hypobranchialia bei *Rhynchobatus* als „niedere Stufe jenes Verhaltens“ gedeutet werden. Jene Umschließung des Arterienstieles ist meiner Auffassung nach sehr einfach dadurch zustande gekommen, daß die plattenartig verbreiterten Basalteile der Extra-

branchialia miteinander jederseits zu einer großen Platte verwachsen, wie wir es bei den übrigen Rochen angedeutet finden, und danach auch diese in der Medianlinie miteinander verschmolzen sind.

Ein Vorstadium dieses Verwachsungsprozesses zeigt uns eben *Pristiophorus*, wo die Basalteile beiderseits bereits verschmolzen sind und dadurch ausgiebigen Schutz der darüber liegenden zuführenden Kiemenarterie gewähren. Die oben erwähnten Fortsätze ( $f_2 - f_5$ ) entsprechen den Teilen, die bei *Pristis* mit der Copulaplatte resp. den Hypobranchialien verschmelzen und zwischen sich die Durchtrittsstellen der (3. 4. 5) Kiemenarterie b, c, d offen lassen, die sich an ähnlicher Stelle auch bei *Pristiophorus* finden (Taf. 14 fig. 2). Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß *Pristiophorus* auch phylogenetisch unmittelbar den Ausgangspunkt für den Pristidenzustand darstellt, wohl aber kann insofern von einer Homologie die Rede sein, als allgemein die Rhinoraji von den Pristiophoriden abzuleiten sind, wie ich des weiteren in einer früheren Arbeit (1912) ausgeführt habe.

Hinsichtlich der morphologischen Deutung der Extrabranchialia ist man von der Auffassung RATHKE'S (1832, p. 64 u. 83), CUVIER'S (zit. nach GEGENBAUR) und GEGENBAUR'S (1872, p. 166), wonach sie zum Kiemenskelet der Petromyzonten in Beziehung stehen, vollkommen abgekommen und vertritt allgemein den Standpunkt DOHRN'S (1884, p. 119) und HASWELL'S (1884, p. 70), nach denen die Extrabranchialia von terminalen Kiemenstrahlen abzuleiten sind, einer Ansicht, der sich dann GEGENBAUR (1898, p. 429) in seinem Lehrbuche angeschlossen hat. Nur JAEKEL (1895, p. 75) faßt sie als sekundäre Bildungen der Haut auf, da sie den Pleuracanthiden fehlen. Der Ansicht DOHRN'S und HASWELL'S (l. c.) schließt sich auch K. FÜRBRINGER an (1903, p. 427) und weist zum ersten Male klar darauf hin, daß die Extrabranchialia mit 2 Kiemensepten in Beziehung treten. Die Lagerungsverhältnisse fand er besonders bei *Somniosus* ausgeprägt, und damit korrigiert er zugleich die bereits in Lehrbücher (GEGENBAUR, 1898, GAUPP, 1905) übergegangene Figur WHITE'S (1895, tab. 37 fig. 2), nach der Basis und Spitze eines Extrabranchiales in demselben Septum liegen. Weiterhin stellte er diese dorsale und ventrale Umklammerung des Kiemenspaltes durch die Extrabranchialia insbesondere bei Notidaniden, Spinaciden und *Odontaspis* fest. Mit dieser Lagebeziehung zu 2 hintereinanderliegenden Kiemenspalten wird aber zugleich die Frage aufgeworfen,

zu welchem Bogen das betreffende Extrabranchiale gehört, zu dem hinteren, dem seine Basis nahezu angelagert ist, oder zu dem vorderen, in dem die Spitze liegt. Die Gründe, die für und gegen die Zugehörigkeit zum hinteren Bogen sprechen, werden von FÜRBRINGER (1903, p. 429 ff.) ausführlich erörtert und dahin zusammengefaßt, daß die Bogen zu dem Diaphragma gehören, in dem ihr freies laterales Ende liegt. Dem steht die Auffassung DOHRN's (1884, p. 19) entgegen, die er auf Grund seiner entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen erlangt hat, wonach die Extrabranchialia dem Bogen zugehören, in dessen Septum ihre Basis liegt. In diesem Sinne könnten auch unter allem Vorbehalt meine Befunde bei *Pristiophorus* gedeutet werden, bei denen gerade das 1. ventrale Extrabranchiale sowie die dorsalen darauf hinzuweisen scheinen, daß sie jeweils dem hinteren Bogen angehören.

### 9. Zusammenfassung.

Im Gegensatz zu den meisten Haien findet sich beim erwachsenen *Pristiophorus japonicus* nur ein Lippenknorpel (Taf. 10 Fig. 5  $L_1$ ), der weit vor dem Kiefergelenke am ventralen Außenrande des Oberkiefers als kleines längliches Knorpelstück liegt und mit seinem größeren hinteren Ende mit dem Oberkieferknorpel fest verbunden ist. Wegen seines großen Abstandes vom Mundwinkel kann er nur als vorderer, oberer Lippenknorpel gedeutet werden. An dem *Pr. nudipinnis*-Embryo wurde außerdem im Mundwinkel ein kleines oberflächlich gelegenes Knorpelstück gefunden, das sich auf eine kurze Strecke dem Außenrand des Unterkieferknorpels anlehnt. Wegen seiner Lagebeziehung zum Unterkiefer wäre, wenn man es überhaupt als Lippenknorpel deuten will, nur die Auffassung als unterer Labialknorpel möglich (Textfig. A). Da gerade bei den primitiven Rochen, mit einer einzigen, in seiner Deutung noch zweifelhaften Ausnahme, die Lippenknorpel fehlen, so nähert sich *Pristiophorus* hinsichtlich der Reduktion der Labialknorpel den primitiven Rochen und tritt in Gegensatz zu den Haien, bei denen in der Regel 3 in ihrer Lage zueinander und zum Kieferknorpel ziemlich konstante Lippenknorpel auftreten.

Der Kieferbogen ist durch die schlanke, im Querschnitt abgerundete Gestalt der Kieferstücke ausgezeichnet. Er besitzt eine geringe Längsausdehnung, dafür aber eine größere Breite, so daß die beiderseitigen Kieferstücke nicht mehr einen nahezu rechten

Winkel miteinander bilden wie bei den Haien, sondern einen stumpfen, so daß die Mundöffnung eine quere, rochenähnliche Gestalt erhält. Infolge dieser rochenähnlichen Verbreiterung der Mundöffnung, aber auch infolge einer Verlagerung des Bogens nach hinten liegt der Vorderrand des Palatoquadratum in einer Höhe mit dem Hinterrande des Auges. Typisch haiähnlich ist noch das Auftreten eines Palato-Basalfortsatzes am vorderen dorsalen Rande des Oberkieferknorpels und das Vorhandensein der palatobasalen Gelenkverbindung. Doch ist diese hier schon bis zu einem gewissen Grade modifiziert und rückgebildet, wie auch JAEKEL (1891) erkannt hat. Während jedoch dieser Autor (1891, p. 36) die erwähnten Merkmale, wie Rückbildung der Palatobasalverbindung, die rochenähnliche Gestalt der Mundöffnung, die schlanke, im Querschnitt abgerundete Form der Kieferäste sowie die rochenähnliche Art der Bezahnung in Zusammenhang bringt mit der starken Ausbildung des Rostrums, müssen meiner Meinung nach auch in diesen Punkten Beziehungen zu den Rochen gesehen werden. Eine vollständige Übereinstimmung mit den Rochen zeigt dann der Spritzlochknorpel, der hier genau wie bei diesen durch einen einzigen flach muschelförmigen Knorpel repräsentiert ist; im Gegensatz hierzu finden sich bei den meisten Haien und gerade den Spinaciden mehrere isolierte Knorpelstücke, deren Zahl bis zu 4 betragen kann, wie bei *Spinax* von FÜRBRINGER und bei *Acanthias* (s. o.) von mir gefunden wurde.

Andrerseits zeigt wiederum der Zungenbeinbogen hinsichtlich der Zahl seiner Glieder und ihrer Beziehung untereinander sowie zum Kieferbogen und der 1. Kiementasche ein typisch haiähnliches Verhalten: das Hyomandibulare bildet noch die Stütze des dorsalen Teiles der 1. Kiementasche und hat infolgedessen auch noch Radien aufzuweisen; gleichzeitig artikuliert es noch mit dem Hyoid, hat also noch nicht lediglich die Funktion einer Stütze des Kieferapparats übernommen. Dadurch daß aber noch jene Gelenkverbindung zwischen Hyomandibulare und Hyoid besteht, ist letzteres nicht in enge Beziehungen zur ganzen 1. Kiementasche getreten und hat dadurch nicht die für Rochen charakteristische Zerlegung in mehrere Stücke erfahren. Hinsichtlich der Gelenkverbindung zwischen Hyomandibulare und Hyoid nimmt eine Gruppe von Rochen, die Torpediniden, eine Zwischenstellung zwischen *Pristiophorus* und Rochen ein, da bei diesen die erwähnte Verbindung noch besteht (GEGENBAUR, 1872, p. 172), jedoch an den hinteren oberen Rand des Hyomandibulares

gerückt ist. Als Grund für das in diesem Falle haiähnliche Verhalten von *Pristiophorus* könnte man ähnlich wie für gewisse andere Haimerkmale (1912, p. 348) angeben, daß dieses Tier die pelagische Lebensweise der Haie beibehalten hat, während die Rochen in dem Maße, wie sie zu bodenbewohnenden Formen wurden, infolge geänderter Inanspruchnahme gerade diese Teile in erhöhtem Maße umgebildet haben.

Gleichwohl zeigt aber das Hyomandibulare im einzelnen verschiedene Beziehungen zu den Rochen, wie die doppelte Gelenkbildung am Schädel (vgl. auch 1912, p. 282), auf seiner Oberfläche die Ausbildung einer stumpfen Kante für die Muskelinsertionen und die einfache Gelenkverbindung mit dem Kieferapparat. Typisch rochenähnlich ist weiter die Gestalt der Hyoidcopula (Taf. 10 Fig. 2 u. 4 Bhy), die als schmale, schwache Spange die beiden Hyoidstücke miteinander verbindet, während die Haie meist ein plumpes, kurz gedrungenes Basihyale mit zum Teil geradem oder gar konvexem Hinterrande besitzen.

Ventral vom Basihyale und medial und hinter dem Ceratohyale wurde auf Schnittserien durch den Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* ein kleines Knorpelstück gefunden (Textfig. B), das als Rest des Hypohyales gedeutet werden könnte, da es zwischen Hyoid und Hyoidcopula liegt und zwar in der Bandmasse, die beide Stücke miteinander verbindet. Doch ist diese Deutung nicht die einzig mögliche, da jene Knorpel auch durch sekundäre Abgliederung von der Hyoidcopula entstanden sein könnten.

Die Radien des Zungenbeinbogens sind durch die geringe Zahl der Gabelungen und den Mangel der Plattenbildung ausgezeichnet, so daß sie hier von denen der höher differenzierten Haie abweichen und denen der Rochen ähnlich werden, wo das gegliederte Ceratohyale nur ungegabelte Strahlen besitzt. Zu der Frage nach der Entstehung der Radienplatten gibt *Pristiophorus* eine eindeutige Erklärung. Denn der Befund, daß hier zahlreiche kürzere rudimentäre Stücke zwischen den größeren Strahlen ohne knorpelige Verbindung eingelagert sind (Textfig. C), deutet unzweifelhaft darauf hin, daß die Platten nicht durch Vergrößerung und Ramifizierung eines einzelnen Strahles entstehen, wie GEGENBAUR will, sondern dadurch, daß ein Teil der Radien kleiner wird, sich dann den größeren anlagert und schließlich mit diesen vollständig verwächst.

Hinsichtlich der Ausbildung der Basibranchialia stimmt unsere Form vollkommen mit den Rochen überein. Das für diese Tiere



charakteristische Fehlen der präcardiobrachialen Copulae wurde für *Pristiophorus* nicht nur am erwachsenen Tiere, sondern auch am Embryo konstatiert (Taf. 10 Fig. 1, 2, 3). Weiter hat das Cardiobranchiale die nämliche Verbreiterung und Vergrößerung (Taf. 10 Fig. 1, 2 C) wie bei den Rochen erfahren, so daß es wie bei letzteren eine dorsale Decke für das Pericardium bildet und ohne Unterstützung des Ceratobranchiale 5 das Herz und den Ursprung der zuführenden Kiemenarterien gegen schädigende Einflüsse schützt, wie sie durch die Bewegungen des Darmtractus bei der Nahrungsaufnahme und Atmung hervorgerufen werden. Das Fehlen präcardiobrachialer Copulae hat dann zur Folge, daß sich im ganzen 4 Kiemenbogen unmittelbar dem Cardiobranchiale anlehnen, ein Zustand, den wir genau wie bei *Pristiophorus* auch bei den Rochen finden. Die Hypobranchialia sind am 2. 3. und 4. Bogen vorhanden, sie sind im Gegensatz zu den kurzen, breiten Stücken zahlreicher Haie lang, dünn, spangenartig und mit ihren inneren Enden an den beiden vorderen Seiten des Cardiobranchiales befestigt (Taf. 10 Fig. 1, 2, 3 *Hy*<sub>2-4</sub>), schließen sich also im wesentlichen denen der Rochen und insbesondere denen von *Torpedo* an, die in diesem Falle einen primitiveren Zustand zeigt, der einerseits bei *Raja* zu einer Reduktion, andererseits bei *Rhynchobatus* und *Pristis* zur Ausbildung eines eigentümlichen Schutzapparats für die Kiemenarterien führt. Auch die Mittelstücke (Ceratobranchialia und Epibranchialia) zeigen in allen wesentlichen Punkten eine Übereinstimmung mit den primitiven Rochen besonders hinsichtlich ihrer oberflächlichen Anpassungen an das Gefäßsystem und die Kiemenmuskulatur sowie in bezug auf die starke Verbreiterung, die diese Teile im Gegensatz zu den Haien erfahren haben (Taf. 10 Fig. 1, 2, 3 *Ce*, *Ep*). Daß diese Art der Ausbildung auch bei *Pristiophorus* mit der Weite der Pharynxhöhle in Zusammenhang steht (vgl. GEGENBAUR, 1472, p. 150), dürfte einleuchten. Denn auch hier ist das ganze Kiemenbogensystem dorsoventral zusammengedrückt, was die Ausbildung breiterer Platten und starker Muskeln mit tiefen Muskelgruben zur Folge hat.

Die beiden Stücke des 5. Kiemenbogens haben eine zylindrische, im Querschnitt ovale Gestalt. Es fehlt also die plattenartige Verbreiterung der Innenseite, die bei den meisten Haien dem Pericard zum Schutz dient, dementsprechend aber auch ein Ausschnitt in dieser Platte, durch den der Ductus Cuvieri zum Sinus venosus tritt (Taf. 10 Fig. 1, 2, 3). Mehr als bei den Haien sind hier beide Teile ohne eine Beziehung zur einzelnen Kieme zur Stütze des ge-

samen Kiemengerüsts geworden. So hat das untere Stück neben seiner bedeutenden Länge eine fast zylindrische Gestalt erhalten, die den wesentlichen Unterschied von den Haien und besonders von den Spinaciden darstellt. Dieselben Unterschiede gelten aber auch in jedem einzelnen Punkte für die Rochen, so daß *Pristiophorus* auch hier wie in den meisten anderen Fällen mit dieser Gruppe vollkommen übereinstimmt und vom Verhalten der Haie sehr wesentlich abweicht. Ein kleines Knorpelstück von etwa viereckiger Gestalt (Taf. 10 Fig. 2 R), das auf der ventralen Seite des Ceratobranchiales liegt, unmittelbar an der Verbindungsstelle mit dem Epibranchiale, wird, entsprechend den Befunden GEGENBAUR'S (1872) und FÜRBRINGER'S (1903) bei anderen Selachiern, als Rest von Kiemenstrahlen des 5. Bogens gedeutet werden müssen.

Ein suprapericardiales (postbranchiales) Körperchen wurde ähnlich wie bei anderen Selachiern auch an dem 27 cm langen Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* gefunden. Es ist nur linksseits vorhanden und liegt hinter der medianen Verbindung des Ceratobranchiales 5 und des Cardiobranchiales, in dem von beiden Stücken gebildeten und nach hinten offenen Winkel. Seine Zellen trugen typisch drüsigen Charakter und besaßen einen gemeinsamen Ausführungsgang nach dem Darm.

Von Extrabranchialia sind 5 ventrale und 5 dorsale wohl ausgebildete Stücke vorhanden (Taf. 10 Fig. 1 u. 2 Ex). Die ventralen zeigen insofern ein interessantes Verhalten, als die 4 letzten Stücke (Textfig. D) mit ihrer verbreiterten Basis zu einer großen Platte verschmolzen sind, wodurch den zuführenden Kiemenarterien Schutz gewährt wird.

Da gerade auch bei zahlreichen Rochen die medianen Enden der ventralen Extrabranchialia verbreitert und teilweise miteinander verschmolzen sind, so ist darin sicherlich auch eine Beziehung zu den Rochen zu sehen; andererseits weist aber die starke Ausbildung der lateralen Teile auf die Haie hin, so daß unsere Form in diesem Falle eine Zwischenstellung zwischen beiden einnimmt. Die von GEGENBAUR beschriebene plattenartige Umschließung des Arterienstieles bei *Pristis* dürfte jedenfalls dadurch zustande gekommen sein, daß die plattenartigen Basalteile der Extrabranchialia jederseits miteinander zu einer einzigen großen Platte verwachsen, wie wir es bei anderen Rochen angedeutet finden. Denkt man sich danach noch beide Hälften in der Medianlinie miteinander verschmolzen, so erhalten wir den für *Pristis* beschriebenen Zustand, wobei das Ver-

halten von *Pristiophorus* als ein Vorstadium dieses Verwachsungsprozesses angesehen werden kann.

Im allgemeinen bestätigt auch diese Untersuchung, daß *Pristiophorus* eine Form darstellt, die in zahlreichen Punkten mit den Rochen übereinstimmt, in anderen aber eine Zwischenstellung zwischen Haien und Rochen einnimmt. Das wurde von mir schon für das Neurocranium, den Schultergürtel und die Wirbelsäule nachgewiesen (1912) und hat jetzt durch die Untersuchung des Visceralskelets eine weitere Bestätigung erfahren.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- VAN BEMMELEN (1885), Über vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 6.
- (1889), Über die Suprapericardialkörper, in: Anat. Anz., Vol. 4.
- BRAUS, H. (1904), Tatsächliches aus der Entwicklung des Extremitätenskelets bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Pinnae und Visceralbögen, in: HAECKEL-Festschrift (Jena. Denkschr. med. Ges.), Vol. 11.
- (1906), Über den embryonalen Kiemenapparat von *Heptanchus*, in: Anat. Anz., Vol. 29.
- DOHRN, A. (1884), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 5.
- (1886), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung der Differenzierung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier, *ibid.*, Vol. 6.
- (1886), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VIII. Die Thyreoidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus*, *Tunicaten*, *ibid.*
- FRITSCH, A. (1889—1890). Fauna der Gaskohle, Vol. 2 u. 3, Prag.
- FÜRBRINGER, K. (1903), Beiträge zur Kenntnis des Visceralskelets der Selachier, in: Morphol. Jahrb., Vol. 31.
- FÜRBRINGER, M. (1903), Notiz über oberflächliche Knorpel Elemente im Kiemenskelet der Rochen, *ibid.*, Vol. 31.
- GARMAN, S. (1885—1886), *Chlamydoselachus anguineus*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 12.
- (1913), *The Plagiostomia*, in: Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 36.
- GAUPP, E. (1905), Die Entwicklung des Kopfskelets, in: HERTWIG, Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 3, Jena.

- GAUPP, E. (1905), Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 14.
- GEGENBAUR, C. (1865), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Heft 2, 1. Schultergürtel der Wirbelthiere, Leipzig.
- (1872), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Heft 3, Das Kopfskelet der Selachier, Leipzig.
- (1898), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig.
- GIBIAN, A. (1913), Beiträge zur Kenntnis des Hyobranchialskelets der Haie, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 45.
- GREIL, A. (1904), Über die 6. Schlundtaschen etc., in: *Verh. anat. Ges.*, 1904.
- (1905), Über die Anlage der Lungen sowie der ultimobranchialen (postbranchialen, suprapericardialen) Körper bei Anuren, Amphibien, in: *Anat. Hefte*, Vol. 29.
- GOODAY, J. (1910), A contribution to the skeletal anatomy of the Frilled Shark (*Chlamydoselachus anguineus*), in: *Proc. zool. Soc. London*, 1910.
- HASWELL, W. A. (1884), Studies on the Elasmobranch skeleton, in: *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, Vol. 9.
- HAWKES (1907), The abdominal viscera and a vestigial seventh branchial arch in *Chlamydoselachus*, in: *Proc. zool. Soc. London* 1907.
- HELBING, H. (1904), Beiträge zur Anatomie und Systematik der Laemargiden, in: *Nova Acta Acad. Leop.*, Vol. 82.
- HOFFMANN, L. (1912), Zur Kenntnis des Neurocraniums der Pristiden und Pristiophoriden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 33, Anat.
- JAEKEL, O. (1891), Über die Gattung *Pristiophorus*, in: *Arch. Naturg.*, Vol. 37.
- (1895), Über die Organisation des *Pleuracanthiden*, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1895.
- (1906), Über die Mundbildung der Wirbeltiere, *ibid.*, Jg. 1906.
- (1906), Neue Rekonstruktionen von *Pleuracanthus sessilis* und *Polyacrodus* (*Hybodus*) *Hauffianus*, *ibid.*
- KOKEN, E. (1889), Über *Pleuracanthus* AG. und *Xenacanthus* BEYR., *ibid.*, Jg. 1889.
- LUNDVALL, H. (1912), Über Skelettfärbung und Aufhellung, in: *Anat. Anz.*, Vol. 40.
- PARKER, W. K. (1879), On the structure and development of the skull in Sharks and Skates, in: *Trans. zool. Soc. London*, Vol. 10.
- REGAN, C. T. (1908), Description of new or little known Fishes from the Coast of Natal, in: *Ann. Natal Government Mus.*, 1908.
- RIDEWOOD, W. G. (1896), On the spiracle and associated structures in Elasmobranch Fishes, in: *Anat. Anz.*, Vol. 11.
- SEWERTZOW, A. N. (1899), Die Entwicklung des Selachierschädels, in: *Festschr. KUPFFER*, Jena.

- STANNIUS, H. (1854), Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 1. Buch, Die Fische, Berlin.
- WIEDERSHEIM, K. (1909), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena.
- WHITE, PH. J. (1895), The skull and visceral skeleton of the Greenland Shark *Laemargus microcephalus*, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 37.
- (1896), The existence of skeletal elements between the mandibular and hyoid arches in *Hexanchus* and *Laemargus*, in: Anat. Anz., Vol. 11.
- VAN WIJHE, J. W. (1904), Über die Entwicklung des Kopfskelets bei Selachiern, in: CR. 6. Congrès internat. Zool. (Berne), 1904.
- WOODLAND, W. (1906), On the anatomy of *Centrophorus calceus*, in: Proc. zool. Soc. London.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

<i>Bbr</i> <sub>2—5</sub> Basibranchialia 2—5	<i>p</i> Palato-Basalfortsatz
<i>Bhy</i> Basihyale	<i>P'</i> <sub>1—4</sub> vorderer Fortsatz am unteren Ende des Ceratobranchiales
<i>C</i> Cardiobranchiale	<i>P''</i> <sub>1—4</sub> hinterer Fortsatz am unteren Ende des Ceratobranchiales
<i>Ce</i> <sub>1—5</sub> Ceratobranchiale 1—5	<i>Ph</i> <sub>1—4</sub> Pharyngobranchiale 1—4
<i>Chy</i> Ceratohyale	<i>PQ</i> Palatoquadratum
<i>dEx</i> <sub>1—5</sub> dorsales Extrabranchiale 1—5	<i>R</i> Kiemenstrahlenrudimente des 5. Bogens.
<i>Ep</i> <sub>1—5</sub> Epibranchiale 1—5	<i>m</i> lateraler Fortsatz des Palato- quadratus
<i>Hm</i> Hyomandibulare	<i>vEx</i> <sub>1—5</sub> ventrales Extrabranchiale 1—5
<i>Hy</i> <sub>2—4</sub> Hypobranchiale 2—4	
<i>L</i> <sub>1</sub> Lippenknorpel	
<i>M</i> Mandibulare	
<i>Mu</i> Muskelgruben des Adductors	

### Tafel 10.

Fig. 1. Kiemenskelet von *Pristiophorus japonicus* mit rechterseits eingezeichneten dorsalen Extrabranchialia, dorsale Ansicht. 1,2:1.

Fig. 2. Kiemenskelet von *Pr. japonicus* mit linkerseits eingetragenen ventralen Extrabranchialia, ventrale Ansicht. 1,2:1.

Fig. 3. Kiemenskelet von *Pr. japonicus*, dorsale Ansicht mit nach links geklappten Epi- und Pharyngobranchialia. 1,2:1.

Fig. 4. Kieferbogen und Zungenbeinbogen von *Pr. japonicus*, dorsale Ansicht.

Fig. 5. Rechte Hälfte des Kieferbogens desselben Tieres, ventrale Ansicht.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Benutzung des Polarisationsmikroskops zur morphologischen Analyse des Echinodermenskelets.

Von

**Dr. Siegfried Becher,**  
Privatdozent der Zoologie in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 11—14.

---

## I. Allgemeiner Teil.

Im Folgenden werden einige neue Tatsachen zur Anatomie des Echinodermenskelets mitgeteilt; doch liegt der Schwerpunkt meiner Darlegungen nicht in der Aufklärung bisher völlig unbekannter morphologischer Verhältnisse, sondern in einer neuen Art der Beweisführung für Erkenntnisse, von denen sich schon frühere Forscher auf anderen, weniger gangbaren Wegen überzeugt hatten. Viele Resultate, zu denen uns die vergleichend-anatomische und die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geführt haben, stehen auf völlig ausreichenden Fundamenten, andere dagegen werden einer neuen Stütze, wie sie unsere Methode beibringt, immer noch bedürftig erscheinen. Endlich wird die Brauchbarkeit derselben gegenüber Problemen, bei denen sie auf sich selbst gestellt ist und wo Entwicklungsgeschichte und Vergleich bisher zu keinem Ergebnis führten, schon bei dieser Arbeit hervortreten und, wie ich hoffe, in späteren Untersuchungen voll zur Geltung kommen.

Zudem ruht der Beweis nicht weniger morphologischer An-



schauungen über das Echinodermenskelet auf den autoritativen Angaben weniger, begünstigter und geschickter Beobachter über seltene Objekte und Stadien, so daß diese Erkenntnisse selbst bei voller Sicherheit doch der augenfälligen Evidenz des immer zu reproduzierenden Demonstrationsexperiments entbehren. Das Ziel der vorliegenden Untersuchungen liegt aber nicht zum wenigsten eben in der Erweiterung unseres Besitzstandes an allgemein zugänglichen handgreiflichen Dokumenten und in der Eleganz des Beweises, deren Wertschätzung in den mathematischen und den exakten Wissenschaften mehr entwickelt ist als in der Biologie.

Das Mittel, dessen hervorragende Brauchbarkeit zur morphologischen Analyse des Echinodermenskelets im folgenden dargetan werden soll, ist die Beobachtung im polarisierten Licht, wie sie uns durch den Gebrauch eines Polarisationsmikroskops in bequemster Weise ermöglicht wird. Ich bediene mich schon seit Jahren dieses Instruments bei der Durchmusterung von Holothurienhaut nach kleinen Kalkkörperchen. Die Schwingungsrichtungen von Polarisator und Analysator werden gekreuzt, dann erscheint das Gesichtsfeld dunkel, und nur die doppeltbrechenden Teile des betrachteten Objekts leuchten auf. Die Mehrzahl der Biologen werden schon Gelegenheit gehabt haben, sich dieser Anordnung zur Hervorhebung von Muskulatur, zur Betrachtung von deren Querstreifung, zur Analyse der Molluskenschale, zum Vergleich der doppeltbrechenden Kalkschwammnadeln mit den isotropen Opal-Spicula der Kieselschwämme oder dergleichen zu bedienen. Auch die Spicula der Echinodermen lassen sich auf diese Weise — ebenso schön und ähnlich wie durch Dunkelfeldbeleuchtung — hervorheben; in der Tat hat man sich dieses Mittels auch bei der Betrachtung von Jugendstadien der Echiniden gelegentlich — z. B. im Würzburger Zoologischen Institut (von UBISCH, 1913, p. 120) — bedient.

Die Möglichkeit, die Spicula im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops aufleuchten zu lassen, beruht auf ihrer krystallinen Natur, sie bestehen wie die Schwammspicula — wie wir besonders seit SOLLAS, 1885, V. v. EBNER, 1887 u. A. genauer wissen — im wesentlichen aus Kalkspat, d. h. optisch einachsigen krystallinem  $\text{CaCO}_3$ . Im hiesigen Zoologischen Institut ist das Material der Skeletteile der Echinodermen einer besonderen physikalischen und mineralogischen Untersuchung unterzogen worden. Da diese Arbeit demnächst erscheinen wird, so braucht hier auf Einzelheiten darüber nicht eingegangen zu werden.

Wenn das den unter dem Objektisch angebrachten Polarisator verlassende linear polarisierte Licht auf ein kleines Kalkspatstückchen im Präparat trifft, so wird es in zwei Komponenten gespalten, eine extraordinäre und eine ordinäre, die nach der landläufigen FRESNELschen Deutung im Hauptschnitt und senkrecht dazu schwingen. Die beiden neuen Schwingungsrichtungen weichen im allgemeinen von derjenigen des Polarisators ab; das durch das Spiculum durchtretende Licht kann also nicht mehr wie das ungehinderte polarisierte Licht des Polarisators im Analysator völlig beiseite geschafft werden. Es wird vielmehr ein teilweises Durchtreten der das Objekt passierenden Strahlen im Analysatornikol des Mikroskops stattfinden, weil die beiden neuen Schwingungsrichtungen jede eine Komponente in derjenigen Schwingungsrichtung bilden können, die vom Analysator durchgelassen wird. Daher das Aufleuchten der Teilchen im dunklen Feld. Nur in speziellen Fällen wird das Teilchen dunkel bleiben, nämlich dann, wenn es gerade so liegt, daß der axiale Hauptschnitt des Polarisators oder der dazu senkrechte des Analysators die optische Achse des Skeletteilchens enthält: dann tritt das Polarisatorlicht ohne Komponentenbildung ungehindert als extraordinärer bzw. ordinärer Strahl durch und wird wie das Licht im ganzen Gesichtsfeld im Analysator beseitigt. Bei Drehung des Skeletstückchens auf dem Drehtisch wird die optische Achse des Objektteilchens bei einer ganzen Umdrehung 4mal in die Schwingungsebene des Polarisators bzw. des Analysators zu liegen kommen, so daß 4mal Verdunklung eintritt; dazwischen liegen 4 Helligkeitsmaxima. Nur wenn die optische Achse des Teilchens in Richtung der Mikroskopachse, also der Strahlrichtung, liegt, ist permanente Verdunklung vorhanden, weil sich dann der Krystall wie ein isotroper Körper verhält und jede Schwingungsrichtung unzerlegt durchläßt.

Genau genommen treten bekanntlich außer den angedeuteten Zerlegungen des Lichtes noch eigenartige Interferenzerscheinungen auf, die dadurch zustande kommen, daß jene beiden Komponenten verschiedene Brechungsexponenten im Krystall haben, denselben also mit verschiedener Geschwindigkeit durchsetzen: der ordinäre senkrecht zur Achse schwingende Strahl bleibt zurück, der extraordinäre Strahl eilt voraus, so daß nachher bei dem Zusammentreffen der neuen Komponenten im Analysator Interferenz auftritt und bei Verzögerung um eine halbe Wellenlänge Verdunklung für das betreffende  $\lambda$ . Wegen der verschiedenen Wellenlänge der einzelnen Farben wird die Differenz der halben Wellenlänge zwischen ordinärem und extra-

ordinärem Strahl bei verschiedenen Dicken erreicht: bei einem ganz dünnen krystallinischen Objekt reicht die Verschiedenheit der Geschwindigkeiten etwa nur hin, um auf dem kurzen Weg einen Gangunterschied einer halben Wellenlänge für blau zu erreichen. Dann wird blau ausgelöscht, und das Stückchen leuchtet in dem komplementären Gelb des Restspektrums. Bei Verdickung treten die Auslöschungen für grün, gelb, orange, rot auf und die komplementären Farben I. Ordnung. Bei noch größerer Stärke wird der Weg hinreichen, um ein mehrfaches ungerades Vielfache der halben Wellenlänge als Differenz zu ergeben, und zwar wird das bald für mehrere Wellenlängen gleichzeitig auftreten, so daß mehrere Streifen aus dem Spektrum ausfallen und Farben höherer Ordnung zurücklassen, die sich schließlich — wenn neben zahlreichen wegfallenden Wellenlängen eine ganze Reihe von hellen, an verschiedenen Stellen des Spektrums liegenden Streifen bleiben — zu einem Weiß höherer Ordnung ergänzen.

Die ungleich dicken Spicula zeigen meist an verschiedenen Stellen verschiedene Farben; meist aber reicht die Dicke schon hin, um sie in Weiß höherer Ordnung aufleuchten zu lassen.

Bei dickeren Stücken, wie sie in den größeren Skeletteilen der Echinodermen vorliegen, treten diese Erscheinungen nicht mehr hervor. Das hat seinen Grund darin, daß die dickeren Stücke undurchsichtig sind. Die Krystallsubstanz ist freilich — von hier zu übergehenden kleinen Ausnahmen abgesehen — vollkommen klar, aber auch die größeren Skeletstücke sind nicht kompakt, sondern weisen eine eigenartige gerüstmäßige Balkenstruktur auf; die eigentliche Skeletsubstanz bildet ein dichtes Maschenwerk von einzelnen dünnen Stäbchen, die jedoch durch mehr oder weniger weite Maschen getrennt sind. Das Licht wird an all diesen Stäbchen gebrochen und reflektiert und somit in unberechenbarer Weise nach allen Richtungen zerstreut wie in einer dichten undurchsichtigen Emulsion. Bei Durchtränkung mit Canadabalsam, dessen Brechungsindex dem des Kalkspates nahe kommt, tritt freilich eine starke Abschwächung der Reflexionen und Brechungen ein, wirkliche Durchsichtigkeit wird aber auch dabei nicht erreicht. Allerdings muß dazu bemerkt werden, daß diese Durchsichtigkeit von der Lage abhängt. Der Brechungsindex des extraordinären Strahles variiert mit dem Winkel zur optischen Achse, er kann bei einem Winkel sogar gleich dem des Balsams werden, und dann zeigen dünne Plättchen auffallende Durchsichtigkeit, während bei anderer Lage ähnliche und gleich-

dicke Platten viel undurchsichtiger erscheinen. Die verschiedene Helligkeit der gleichdicken Teile auf unseren Photographien Fig. 2a, 6a, 8a, 9a und 11a illustrieren diese Erscheinung aufs beste. An dieser Stelle kann auf die genauere Theorie und Anwendung derselben verzichtet werden, da ich dieselben an anderer Stelle entwickelt habe (BECHER, 1914). Nur mag schon hier erwähnt werden, daß dieses Verhalten gelegentlich schon ohne Anwendung von polarisiertem Lichte die Verschiedenheit von nahe liegenden Skeletteilen hervortreten läßt (siehe die obengenannten Figuren), während es andererseits beim Photographieren wegen der verschiedenen Belichtungszeiten, die es eigentlich für die verschieden dunklen Teile erheischte, die Arbeit erschwert.

Wenn man also bei größeren Skeletelementen dieselben Erscheinungen der 4maligen Aufhellung und Verdunklung bei Drehung im polarisierten Licht zeigen will, so muß man Schriffe von geringer Dicke anfertigen. Es ist zweckmäßig, die (mit Eau de Javelle) von den organischen Teilen befreiten Skeletstücke vor dem Schleifen zu versteinern, d. h. nach vorheriger Durchtränkung mit Chloroform in geschmolzenem reinem (oder mit etwas Terpeneol oder Wachs versehenem) Canadabalsam oder dem neuen Kollolith von VOIGT & HOCHGESANG einige Zeit zu erhitzen und dann nach dem Erkalten auf einem Stein (Rubinit, Quarz oder Lithographiestein) unter Anfeuchtung mit Terpeneol zu schleifen. Terpeneol ist ein gutes Schleifmittel, das den Canadabalsam nur wenig löst, so daß die Poren des maschigen Skeletgewebes verschlossen bleiben und ein Eindringen von Schleifstaub — der nachher im Dunkelfeld des Mikroskopes aufleuchtet und stört — nach Möglichkeit vermieden wird. Handelt es sich um ein einziges Skeletstück, so kann man durch nachheriges Spülen in Terpeneol oder in Chloroform allen Staub entfernen, weil man auch den Canadabalsam, in den sich doch immer einige Staubeilchen einzudrücken pflegen, völlig lösen kann. Handelt es sich dagegen darum, mehrere Teile in ihrem Zusammenhang zu schleifen, so würde späteres Lösen des Versteinerungsmittels eine Verschiebung oder gar völliges Durcheinanderfahren der Einzelstücke mit sich bringen. Man muß sich dementsprechend bei solchen Präparaten oft mit etwas weniger peinlicher Sauberkeit begnügen.

Betrachten wir nun einen Schliff durch einen einheitlichen Skeletteil, etwa ein Ambulacrale oder Marginale eines Seesterns, im polarisierten Licht, so finden wir, daß der Schliff in ganzer Ausdehnung gleichzeitig auslöscht. Da diese Erscheinung bei jeder be-

liebigen Richtung des Schliffes zu beobachten ist und die Auslöschung mit der Richtung der optischen Achse zusammenhängt, so folgt daraus, daß die optische Achse in dem ganzen Skeletteil dieselbe Richtung hat. Diese Tatsache war für die Spicula der Spongien und Echinodermen schon seit langem, insbesondere aber seit v. EBNER genauer bekannt, und die Paläontologen wußten auch, daß bei nachträglicher Ausfüllung der Maschenräume des Echinodermenskelets die Teile sich wie kompakte Kalkspatstücke verhalten. In der Tat hat sich die Tatsache, daß die optische Achse in einem Skeletstück von einheitlichem Ursprung trotz der mannigfaltigen Richtungen der Balken des Maschenwerkes immer dieselbe Richtung aufweist, im wesentlichen durchaus bestätigt. Ich habe allerdings nicht wenige Abweichungen von diesem Gesetz gefunden; sie bieten besonderes Interesse dar, lassen sich aber als Folge sekundärer Vorgänge erklären. Die Abweichungen bilden den Gegenstand einer demnächst erscheinenden besonderen Untersuchung; wir werden sie daher hier nur ganz nebenbei streifen.

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob die optische Achse, die in einem individuellen Skeletstück eine einheitliche Richtung aufweist, nun auch bei anderen Exemplaren desselben Skeletteils immer dieselbe relative Lage zu seiner Gestalt bzw. zum ganzen Körper aufweist. Eine solche Beziehung ist in der Tat vorhanden; zuerst gelang mir an den Rädchen von *Myriotrochus* der Nachweis, daß dabei die optische Achse ungefähr mit der Rädchenachse zusammenfällt. MAAS u. WEINSCHENK (vgl. z. B. MAAS, 1904, p. 195) konnten bei Spongiennadeln keine solche Beziehung finden, doch hat sich, besonders nachdem ich eine neue sehr bequeme Methode gefunden hatte, um die Lage der optischen Achse festzustellen, leicht zeigen lassen, daß in allen Skeletstücken eine bestimmte Lage der optischen Achse zu der Konfiguration des Skeletteiles eingehalten wird. Allerdings läßt sich diese Regel nicht absolut exakt fassen; denn es ist klar, daß die Gestalt eines Skeletstückes durch nachträgliches Wachstum geändert werden kann, nachdem die Lage der optischen Achse schon ein für allemal feststeht. Bei den Brachialia der Grinoiden fällt die optische Achse z. B. im großen ganzen mit der Armachse zusammen, doch ist klar, daß die Gelenkverhältnisse und die Beweglichkeit der Armglieder gegeneinander es nur selten dahin kommen lassen, daß in einem Präparat die ganze Reihe der Armglieder gleichzeitig auslöschen (vgl. Fig. 12 u. 13).

Jedenfalls wird es im allgemeinen als Zufall bezeichnet werden müssen, wenn zwei benachbarte Skeletteile absolut die gleiche Richtung der optischen Achse aufweisen. Meist wird es der Zufall fügen, daß sich ein mehr oder weniger großer Unterschied in der Auslöschung nachweisen läßt. Bei Betrachtung eines größeren gemeinsamen Schliffes von mehreren Stücken wird das eine oder andere auf völlige Auslöschung gestellt sein, wenn die übrigen teils dunkler oder heller oder gar in vollstem Licht erscheinen. Bei Drehung des Präparats im polarisierten Licht wechseln dann die hellsten und dunkelsten Stellen über das Präparat hin, und der Unterschied bzw. die Grenzen zwischen verschiedenen Platten treten außerordentlich klar und schön hervor.

Dieses Verhalten gibt nun ein Mittel an die Hand, größere aus mehreren Teilen verschmolzene Skeletgebilde auf ihre Zusammensetzung hin zu analysieren. Denn wenn schon die Skeletteile einer Reihe von homologen Stücken sich in der Lage der optischen Achse unterscheiden, so gilt das in noch höherem Maße von Teilen verschiedener Herkunft, die zu einem äußerlich einheitlichen Gebilde verwachsen. Denn die Lage der optischen Achsen, die mit der ersten Anlage eines Skeletstückchens festgelegt ist, bleibt auch bei späterer Verwachsung in jedem Konstituenten streng beibehalten, so daß sie an einem Schliff im Polarisationsmikroskop sofort in der Verschiedenheit der Auslöschung zutage tritt. Nur der Zufall kann es hin und wieder fügen, daß in zwei verwachsenen Stücken die Lage der optischen Achsen nahezu oder völlig dieselbe wird. Doch kann man bei Prüfung mehrerer Präparate wohl immer mit Sicherheit erwarten, eine frühere Verschmelzung aufdecken zu können. In den allermeisten Fällen gibt uns schon ein einziger Schliff im polarisierten Licht eine völlig eindeutige Antwort.

Damit ist uns also die Möglichkeit geboten, die Doppelnatur eines Skeletteils schnell und sicher nachzuweisen. Es ist von besonderem Wert, daß diese Methode auf das ausgebildete Organ angewendet werden kann, daß sie morphologische Aufschlüsse geben kann, wenn das Material zu ausführlichem Vergleich fehlt und die Kette der Entwicklungszustände nicht weit genug zurück verfolgt werden kann. Die Antwort, die uns die neue Methode gibt, ist in den meisten Fällen eine so klare und unzweideutige, daß sie anderer Stützen entraten zu können scheint. Doch versteht sich von selbst, daß sie das Zeugnis der vergleichenden Anatomie und Entwicklungs-

geschichte auch auf ihrem beschränkten Gebiet so wenig verdrängen will oder kann, wie die eine oder andere dieser Disziplinen diesen Anspruch erheben darf. Doch dürfte sich die Benutzung des Polarisationsmikroskops in die Beziehung gegenseitiger Bestätigung und Kritik glücklich einfügen, in der jene allgemeinen älteren morphologischen Forschungsweisen standen. Daneben aber werden auch für diese Methode wie für jedes wirklich unabhängige wissenschaftliche Verfahren ihre besonderen Aufgaben bestehen, auf die von ihr allein Antwort erwartet werden kann.

Im folgenden soll an einigen der Kontrolle zugänglichen Beispielen die Brauchbarkeit und die Art der neuen Methode dargestellt werden. Wenn auch in der Mehrzahl dieser Beispiele keine wirklich neuen morphologischen Erkenntnisse vermittelt werden, so dürfte ihre Behandlung doch nicht ganz den Zug des Überraschenden vermissen lassen, der jedem wissenschaftlichen Fortschritt eigen ist.

## II. Die Doppelnatur der Ophiuridenwirbel.

Schon MECKEL (1824, p. 28) hatte die rundlichen, scheibenförmigen Platten der Ophiuridenarmachse, also die Wirbel, mit den „Hauptstücken“ (mit Einschluß der „kleinen Querstücke“) des Asteridenarmes homologisiert; bei JOH. MÜLLER (1852, p. 13, tab. 5, fig. 1) kommt die auf die Untersuchung junger Stücke gegründete Erkenntnis von der Doppelnatur der Ophiuridenwirbel hinzu. In seiner Abhandlung über den Bau der Echinodermen statuiert er: „Bei den Ophiuren sind die Seitenhälften der wirbelartigen Ambulacralknochen durch Nath unbeweglich verbunden“ (1854, p. 169, vgl. auch p. 172), und legt damit den wichtigsten Tatsachengrund zu der später allgemein anerkannten Homologie mit den Asteriden-Ambulacraria, deren morphologische Korrelate dagegen von LYMAN (1874, p. 259) in den Bauchschildern, von GAUDRY (1851, p. 356 ff.) in den Lateralplatten des Armes gesucht werden.

Im Jahre 1881 (p. 182 ff., tab. 10, fig. 2—5) gelang es LUDWIG, der schon 1878 (p. 348) an jungen Wirbeln der *Ophiarachna incrasata* die mediane Verwachsungslinie gesehen und die MECKEL-MÜLLER'sche Deutung (p. 352) vertreten hatte, an jungen Entwicklungsstadien der *Amphiura squamata* zu zeigen, daß die Wirbel als je 2 feine Kalkstäbchen angelegt werden und erst etwas später verwachsen. Tiefsee-Echinodermen weisen häufig nur schwache Skelettentwicklung auf, die Hartteile bleiben vielfach auf embryonalen Stadien stehen oder bewahren primitive Verhältnisse. Das gilt auch

für die Wirbel einiger Tiefen-Ophiuriden, und in der Tat konnte LYMAN (1880, p. 6, tab. 1, fig. 16) schon vor LUDWIG's entwicklungsgeschichtlicher Entdeckung Wirbel von *Ophiohelus umbella* beschreiben und abbilden (vgl. auch LYMAN, 1882, p. 348, tab. 28, fig. 10 und MORTENSEN, 1910, p. 207, tab. 2, fig. 7), die deutlich ihre Zusammensetzung aus 2 Kalkspangen verrieten. Damit war die Doppelnatur der Ophiuridenwirbel sowohl entwicklungsgeschichtlich als auch vergleichend anatomisch bewiesen; es konnte kaum einem Zweifel unterliegen, daß die Wirbel aller nicht untersuchten Formen in derselben Weise durch Zusammenschweißung aus zwei Teilen zustande kommen. Diese Erkenntnis ist bekanntlich deshalb von allgemeiner Bedeutung, weil sie die wesentlichste Grundlage für die Homologisierung der Ophiuridenwirbel mit den Asteriden-Ambulacralia darstellt. Obwohl aber die Anschauung wohl fundiert und allgemein bekannt ist, dürfte es doch wenig Zoologen geben, die sich durch eigene Anschauung von derselben überzeugen konnten. Es fehlte an einer Methode, die gestattet, an jeder beliebigen ausgewachsenen Ophiuride die Doppelnatur der Wirbel überzeugend darzutun.

Betrachten wir nun Schliffe von Ophiuridenwirbeln und ihr Aussehen im polarisierten Licht (Taf. 11, Fig. 1a stellt eine mikrophotographische Aufnahme eines horizontalen-frontalen Schliffs durch den Arm von *Ophioglypha lacertosa* dar). Wir sehen in der Mitte die Reihe der Wirbel mit ihren (ventralen) Gelenken (dem distalen unpaaren und den proximalen lateralen Höckern) und die Seitenschilder mit aufsitzenden Stacheln. Am einen Ende des Präparats zeigen sich große Löcher in den Wirbeln, die dieselben fast in 2 zerteilen. Diese Teilung hat indessen mit der Doppelnatur der Wirbel nichts zu tun. Vielmehr hat der Schliff hier die orale Rinne des Wirbelstückes getroffen. In dieser Rinne verläuft bekanntlich unter anderem der Radiärkanal des Wassergefäßsystems, der in jedem Wirbel jederseits einen Füßchenkanal abgibt. Der Weg, den sich dieser Kanal durch die Skeletsubstanz des Wirbels bahnt, ist auf unserem Schliff stellenweise getroffen; wir sehen ihn als helleren Strich vom Zentrum des Wirbels nach jeder Seite verlaufen. Proximal von diesen Kanälen sehen wir in unserem Schliff noch ein Paar Foramina für den Durchtritt der großen Nerven, die die oberen Intervertebralmuskeln versorgen.

An diesem in gewöhnlichem Licht photographierten Schliff tritt auch schon die oben erwähnte verschiedene Durchsichtigkeit der



gleich dicken verschiedenen Teile des Schliffes hervor. Die Seitenplatten erscheinen etwas dunkler, die Stacheln teilweise etwas heller als der Durchschnitt. Soweit hier nicht Verschiedenheiten der Struktur zugrunde liegen, handelt es sich um die schon oben erwähnte verschiedene Zerstreuung bei verschiedener Lage der optischen Achse. Soweit das Aussehen im gewöhnlichen Licht.

Ganz anders stellt sich unser Präparat im polarisierten Licht dar. Fig. 1b gibt dieselbe Stelle wieder wie Fig. 1a, aber es sind Polarisator und Analysator eingeschaltet, und zwar gekreuzt, d. h. auf Dunkelheit gestellt. So heben sich in unserer Aufnahme die überhaupt sichtbaren Teile von dunklem Untergrund ab. Zu den jetzt sichtbaren gehört aber nicht alles, was auf unserer vorigen Aufnahme zu sehen war! Von der Reihe der Wirbel ist nur immer die linke Hälfte sichtbar, die rechten Wirbelhälften sind fast vollkommen dunkel — oder doch nur im Umriß eben wahrzunehmen. Mit größter Schärfe steht hier die eine Wirbelhälfte gegen die andere, keine verschwommene Grenze, sondern schärfste Trennung. Jeder kleine Skeletbalken, jeder feinste Vorsprung gibt durch seine Helligkeit oder Dunkelheit die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Hälfte zu erkennen. Die Doppelnatur wird also nur äußerlich verwischt. Aber alle Verwachsung und Vereinheitlichung kann den von Anfang bestehenden Unterschied in der Lage der optischen Achse nicht mehr verwischen, der uns die Möglichkeit gibt, die Zweiteiligkeit jederzeit bei Benutzung des Polarisationsmikroskops so auffallend hervorzuheben, wie es unsere Figur erkennen läßt.

Trotzdem aber kann eine einzige Aufnahme nicht die ganze Eindringlichkeit wiedergeben, mit der uns diese Dinge bei subjektiver Beobachtung im polarisierten Licht entgegentreten. Bei Drehung des Tisches unter dem Mikroskop wechseln die Lichtverhältnisse, die Seite, die auf unserem Bilde hell erscheint, verdunkelt sich, und die anderen Wirbelhälften leuchten auf.

Doch läßt schon unsere einzige herausgenommene Aufnahme einige weitere Verhältnisse hervortreten. Wir sehen zunächst, daß die Wirbelhälften, die hell erscheinen, auf einer Seite liegen und ungefähr denselben Grad von Helligkeit aufweisen. Das deutet uns an, daß die optische Achse in diesen Hälften ungefähr dieselbe Lage hat, daß jene im allgemeinen Teil erwähnte Orientierung der Achse zu den Richtungen des Körpers hier hervortritt.

Freilich ist auch hier diese Übereinstimmung der Achsenlage keine exakte. Die beiden distalsten Wirbelhälften sind weniger

hell als die übrigen, und der Paarling einer dieser Hälften ist nicht völlig verdunkelt. Es wurde oben schon dargelegt, daß hier bei selbständigen Teilen keine exakte Übereinstimmung erwartet werden kann, obwohl die Übereinstimmung an sich unverkennbar ist. Die Seitenplatten unseres Präparats zeigen noch erheblichere Abweichungen. Einige erscheinen völlig verdunkelt, andere sind von mittlerer Helligkeit. Bei den Stacheln endlich ist keine wesentliche Übereinstimmung mehr zu erwarten, wir finden einige in hellster Beleuchtung, während andere fast ganz verdunkelt sind.

Der drittletzte der distaleren Wirbel zeigt an seiner linken Seite eine Abweichung in der Auslöschung. In dem helleren Bezirk muß die Achse verschoben sein. Worauf diese Abweichung zurückgeführt werden muß, steht dahin, vielleicht steht sie mit dem Muskelzug in Zusammenhang. Vielleicht ist der Teil abgebrochen und später unter ganz leichter Verschiebung wieder angewachsen. Da den Abweichungen demnächst eine besondere Abhandlung gewidmet werden soll, wollen wir die Sache hier nicht weiter erörtern. Von jener Abweichung muß das hellere Hervortreten der Spur des Füßchenkanals wohl unterschieden werden. Diese beruht auf der verminderten Dicke des Skeletteils an jener Stelle.

Neben den eigentlichen Skeletstücken sehen wir in dem Bilde noch eine größere Anzahl heller Punkte und Flächen, die bei der Aufnahme im gewöhnlichen Licht nicht hervortraten. Erstere stellen Schleifpartikelchen dar, die als kleine doppelbrechende Krystalsplitter im Dunkelfeld aufleuchten, letztere rühren von den organischen Weichteilen, speziell den Muskeln (zumal zwischen den Wirbeln) her. Diese Weichteile sind ungefärbt und treten daher im gewöhnlichen Licht wegen der Durchtränkung mit Balsam fast gar nicht hervor, während die bekanntlich doppelbrechenden Muskeln im polarisierten Licht natürlich zum Teil hell erscheinen.

Die an unseren Figg. 1a u. b demonstrierten Verhältnisse sind nicht auserlesene Zufallswirkungen. Jeder Schliff dieser Art zeigt im wesentlichen dasselbe. Als Beleg mögen Fig. 2a u. b dienen, von denen die erste im gewöhnlichen, die zweite im polarisierten Licht photographisch hergestellt wurde. Diese Aufnahmen lassen manches vorhin bemerkte noch deutlicher hervortreten. Schon im gewöhnlichen Licht sind die Differenzen in der Durchsichtigkeit größer: die Seitenplatten erscheinen besonders dunkel gegen die Wirbel, von denen einige allerdings auch viel dunkler aussehen als die Mehrzahl. Besonders auffallend ist auch die Dunkelheit der

Gelenkstellen zwischen den Wirbeln. Hier hat eine Umwandlung der Skeletsubstanz stattgefunden, bei der Verlagerung der optischen Achse eintritt. Diese an Stellen starken Druckes nicht seltenen Abweichungen werden, wie bemerkt, eine besondere Behandlung erfahren.

Im polarisierten Licht (Fig. 2b) tritt wiederum die Doppelnatur der Wirbel klar zutage. Einige Wirbelhälften sind leuchtend weiß, während die zugehörigen Hälften gar kein Licht hindurchgelassen haben. Auch bei diesem Präparat ist die ganze Reihe der Wirbelhälften einer Seite etwas beleuchtet, doch ist hier die Übereinstimmung in der Lage der optischen Achsen keine so auffallende in den homologen Stücken einer Seite: die Abweichungen sind beträchtlicher; auch an der hellen Seite sind einige Wirbelhälften fast dunkel, und bei einem Wirbel sind die beiden Hälften ungefähr gleich stark beleuchtet. Eine leichte Verschiebung auf dem Drehtisch würde aber auch bei diesem Wirbel noch eine Verschiedenheit in der Achsenlage herausgebracht haben. Da jeder Skeletteil bei Drehung im polarisierten Licht 4mal aufleuchtet und sich verdunkelt, so wird sich im allgemeinen bei 2 zusammenstoßenden Stücken immer eine Lage finden lassen, in der sie gleich hell erscheinen. Die Kurven, die den Helligkeitsverlauf bei 2 Stücken während einer Umdrehung des Tisches wiedergeben, werden sich eben im allgemeinen 8mal schneiden, und diese Schnittpunkte repräsentieren Stellen gleicher Helligkeit. Wenn wie in unserem in Rede stehenden Präparat mehrere Paarlinge vorhanden sind, so ist es nicht möglich eine Einstellung zu wählen, bei der alle Paare die größte Helligkeitsdifferenz aufweisen, und gelegentlich wird eben auch bei einem die Lage gleicher Helligkeit angetroffen. Für die subjektive Beobachtung besteht also die Einschränkung der Zuverlässigkeit unserer Methode, den diese Fälle in einzelnen photographischen Aufnahmen vermuten lassen könnten, durchaus nicht.

Auf die Wahl der Schliifrichtung braucht bei der Herstellung der Präparate keine besondere Rücksicht genommen zu werden. Wir brauchen nicht gerade horizontale Längsschliffe durch den Arm zu machen, um die Doppelnatur der Wirbel hervorzuheben. In mancher Beziehung geben z. B. Querschliffe (Taf. 12) durch Arm und Wirbel noch eklatantere Bilder. Fig. 4a stellt einen Querschliff in gewöhnlichem Licht dar. Wir sehen in der Mitte den Wirbel mit seiner ventralen und dorsalen Rinne (für den Radiärkanal usw. bzw. den dorsalen Leibeshöhlenkanal) und seinen beiden seitlichen

Ventralmuskeln. Diese sind getroffen, weil der ganz proximal gelegte Schliff an der ventralen Seite nicht die größte Ausdehnung des (von proximal-dorsal nach distal-ventral etwas schräg liegenden) Wirbels durchsetzt hat. Der Wirbel wird umhüllt von der Dorsalplatte, zwei Lateralschildern und der kleineren Ventralplatte, die sehr dunkel erscheint. Die übrigen Teile weisen ungefähr den gleichen Grad von Durchsichtigkeit auf. In dem Wirbel selbst erscheinen einige dunklere Streifen, die mit der größeren Enge oder Weite der Skeletstruktur an jenen Stellen zusammenhängen.

Die beiden folgenden Photographien (4b u. c) zeigen uns das Verhalten im polarisierten Licht. Die eine Hälfte des Wirbels ist vollkommen dunkel, und nur die andere leuchtet auf. Der eine Wirbelteil scheint entfernt, während der andere um so heller hervortritt. Bei Fig. 4b ist die linke Hälfte verschwunden, wogegen die bei anderer Stellung des Drehtisches aufgenommene Fig. 4c uns zeigt, daß auch dieser Teil noch vorhanden ist; denn bei dieser letzten Figur wird dieser vorher dunkle Halbwirbel leuchtend sichtbar, während die andere Hälfte verschwunden ist. Die optische Selbständigkeit der Wirbelteile kann nicht schöner und deutlicher hervortreten.

Unsere Figuren lassen eine größere Übereinstimmung in der Auslöschung zwischen Wirbelhälften und zugehörigen Seitenplatten erkennen. Wirbelteil und Lateralschild derselben Seite leuchten ungefähr gleichzeitig auf. Auch diese Regel ist nicht völlig genau, Fig. 4c läßt erkennen, daß Wirbelhälfte und zugehörige Seitenplatte nicht ganz bei gleicher Stellung das Maximum der Helligkeit erreichen. Auch unsere Längsschliffe lehrten uns bereits, daß die Lage der optischen Achse in jenen Teilen durchaus nicht völlig übereinstimmt. Dennoch werden wir eine gewisse Konkordanz noch mehrfach Gelegenheit haben festzustellen.

Auch bei den Armquerschliffen zeigt jedes beliebige Präparat im wesentlichen dieselben Erscheinungen. Man braucht also auch dabei nicht lange zu probieren, um Resultate mit unserer Methode zu erhalten. Zum Beleg mag noch Fig. 5 dienen, die auch einen Armquerschliff von *Ophioglyphia lacertosa* wiedergibt. Die Muskeln und sonstigen Weichteile sind hier völlig entfernt, so daß die Skeletteile fast ganz isoliert und rein vorliegen. Der Schliff geht ventral durch das proximale Wirbelende, trifft aber dorsal die weit proximalwärts verschobene distale Muskelansatzfläche, deren Mulde rechts als Loch erscheint. Links oben ist der Schliff distal hart an der

Grenzfläche vorbeigegangen. Die dorsale und ventrale Wirbelrinne sind auch hier schön zu erkennen, von letzterer sieht man ein Stück weit die Nervenkanäle ausgehen. Vom äußeren Armskelet ist die Ventralplatte nicht getroffen, dagegen ist die Dorsalplatte und das Lateralplattenpaar in natürlicher Lage zu sehen. Die eine Seitenplatte zeigt gerade ihre (proximale ventrale) Gelenkstelle mit dem Wirbel. Im polarisierten Licht (Fig. 5b u. c) verrät sich auch hier die Doppelnatur des Wirbels mit verblüffender Deutlichkeit. Wir erkennen, wie jeder Zapfen und jedes der feinsten Bälkchen, die von beiden Seiten in der Sutura ineinander greifen, ihre Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Wirbelhälfte gewahrt haben. So wird die Sutura auch in ihrer Struktureigentümlichkeit bis ins einzelne vor Augen geführt, während wir sie im gewöhnlichen Licht nur in einem grauen Streifen ahnen konnten. Wir erkennen, daß die Krystallnatur der Konstituenten trotz äußerlicher Einheitlichkeit und trotz verwischender Verwachsung die Herkunft auch der feinsten Teile verrät und daß außer der geringen Verkeilung an der Sutura kein weitgehendes oder unregelmäßiges Durchwachsen der Teile stattgefunden hat. Die Seitenplatten zeigen auch hier Konkordanz der Auslöschung mit den Wirbelhälften, während das Dorsalschild sich abweichend verhält.

Alle bisher wiedergegebenen Präparate stammten von *Ophioglyphalacertosa*. Diese Art ist aber für unsere Zwecke weder ausgesucht noch durch Zufall dafür besonders günstig. Um die Gleichwertigkeit des Materials für unsere Methode darzutun, zeige ich noch einige Photographien von Präparaten anderer Arten, zunächst von *Ophioderma laceratosum* (= *longicauda*). Fig. 3a u. b geben Horizontalschliffe durch einen Arm dieses Tieres. Die Weichteile sind durch Eau de Javelle aus dem noch nicht geschliffenen Arm fast völlig entfernt, so daß fast nur die Wirbel und die großen Seitenplatten zurückgeblieben sind. Im polarisierten Licht erscheinen die Wirbel genau wie bei *Ophioglyphalacerta* streng halbiert, die regelmäßigen Zahnreihen der Sutura, die kammartig ineinander greifen, zeigen wiederum aufs deutlichste ihre Zugehörigkeit zur einen oder anderen Seite. Auch bei diesem Schlangengestirn zeigen die Wirbelhälften einer Seite eine gewisse Konkordanz in der Auslöschung, doch verraten die aufleuchtenden Hälften durch ihre verschiedene Helligkeit die Unvollkommenheit dieser Übereinstimmung. Alles im wesentlichen genau so und nicht weniger deutlich als bei dem oben besprochenen Objekt. Auch die Armquerschliffe zeigen die Doppelnatur der Ophiuridenwirbel mit derselben Klarheit (Fig. 6). Die Photographie im gewöhnlichen Licht (Fig. 6a) zeigt

uns in der Mitte den Wirbel mit ventraler und dorsaler Rinne, die Gelenkstellen mit den sehr massiven Seitenschildern, die ventral zusammenstoßen, dann die Dorsalschilder, von denen hier im proximalen Teil des Armes je eins links und rechts (oder noch mehr) vorhanden ist, und endlich die im Schliff nur wenig getroffene Bauchplatte. Sie erscheint viel dunkler wegen anderer Lage der optischen Achse, die auf der Schliffebene senkrecht steht. Dieselbe Erscheinung zeigen die Stacheln, von denen links und rechts einige im Querschnitt zu sehen sind. Der Wirbel und auch die Seitenplatten zeigen verschiedene dunklere Zonen oder Linien, die aber nicht mit der Lage der Achse zusammenhängen, sondern auf besonderen Strukturen des Skeletmaschenwerkes (oder bei den peripheren Teilen auf Pigmentgehalt) beruhen. Diese Felderung hat auch nichts mit einer Zusammensetzung des Wirbels aus verschiedenen Teilen zu tun, nur die genau mediane dunklere Linie des Wirbels rührt von der Suture her. Diese Linie ist bei verschiedenen Arten verschieden deutlich, das hängt mit der Art der Verwachsung zusammen. Daß diese Linie wirklich die beiden genetisch verschiedenen Wirbelhälften trennt, zeigt uns aber wieder erst das polarisierte Licht (Fig. 6b u. c), in dem die eine Wirbelhälfte aufleuchtet, während die andere verdunkelt wird, und zwar, wie unsere zwei Figuren zeigen, abwechselnd. Das Bild bedarf nach dem früher gesagten keiner neuen Erläuterungen, nur mag auch hier noch einmal auf die Konkordanz der Auslöschung zwischen Wirbelhälfte und zugehöriger Seitenplatte hingewiesen werden. Daß diese Übereinstimmung auch hier keine ganz genaue ist, zeigt zur Genüge das oben wiedergegebene Bild des Horizontalschliffes. Die Dorsalschilder sind in ihrer Auslöschung ganz unabhängig, das Ventralschild erscheint in beiden Aufnahmen völlig dunkel, was auf das schon oben erwähnte Senkrechtstehen der optischen Achse zur Bildebene hinweist.

Endlich geben wir auch noch Armquerschnittsbilder von einer dritten Art wieder, von *Ophiomyxa pentagona* (Fig. 7). Bekanntlich ist bei dieser Gattung das perivertebrale Skelet nur schwach entwickelt, immerhin aber sind an der Photographie im natürlichen Licht noch die in der ventralen Mittellinie zusammenstoßenden Seitenplatten sowie zwei (nochmals zerbröckelte) Dorsalschildchen zu sehen. Noch weiter peripheriewärts finden wir auf jeder Seite eine Anzahl kleiner Stacheln. Die Weichteile sind aus diesem Präparat nicht herausgelöst, so daß man nicht nur die dorsalen

und ventralen Wirbelmuskeln, sondern auch die bei *Ophiomyxa* bekanntlich außergewöhnlich dicke und reichlich pigmentierte Haut in den Bildern erkennen kann. Der Wirbel selbst zeigt seine beiden ventralen und seitlichen Gelenkstellen, an die sich die Seitenplatten anlehnen, sowie die ganz dorsalen Fortsätze, auf die sich die Dorsalschilder stützen. Auch hier läßt der Wirbel verschiedene hellere Zonen und Streifen erkennen, die mit der Mikrostruktur des Balkenwerkes zusammenhängen; nur die blasse mittlere Symmetrielinie des Wirbels deutet uns die Sutura an.

Das polarisierte Licht isoliert auch hier die beiden Wirbelhälften in der auffallendsten Weise (Fig. 7b u. c). Die Konkordanz mit den Seitenplatten ist hier nur ganz schwach angedeutet.

### III. Über ein neues Skeletstück in den Wirbeln der Verweigungsstellen der Gorgonocephaliden-Arme.

Die Verzweigung der Arme bei den Cladophiuren ist mehrmals zum Gegenstand genauerer Untersuchung gemacht worden. Noch vor kurzem hat DÖDERLEIN (1912) diesen Verhältnissen eine besondere Monographie gewidmet. Bei diesen Untersuchungen richtete sich jedoch das Hauptinteresse auf das Schema der Verzweigung, auf die Zahl der Glieder zwischen 2 Gabelungen, auf die relative Stärke und Anordnung der Gabeläste und auf die systematische Brauchbarkeit dieser Verschiedenheiten. Das Verhalten des inneren Skelets blieb fast völlig unberücksichtigt. Durch einfache Präparation ist auch in dieser Richtung nicht viel weiter zu kommen: man findet, daß in der Verzweigungsstelle ein Wirbel sitzt, dessen proximales Ende völlig normal entwickelt ist, während das distale sich abweichend verhält. Dieses distale Ende ist nämlich in eine Spitze ausgezogen, an die sich nach beiden Seiten gabelartig 2 Flächen anschließen, die senkrecht zur Richtung der beiden Gabeläste stehen. Jede dieser beiden Giebelflächen ist im wesentlichen gerade so ausgebildet wie die Distalfläche eines Normalwirbels. Sie zeigt die Gelenkpfanne für den Gelenkkopf des folgenden Wirbels und weist entsprechende Flächen für den Ansatz der Muskulatur auf. Auf der oralen Seite finden wir die Rinne für den radiären Wassergefäßstamm etc., sie gabelt sich in der Mitte des Wirbels (Fig. 9, Taf. 13).

Die Beachtung des krystalloptischen Verhaltens der Skeletsubstanz auf Schliffen führt uns auch hier erheblich weiter. Schon im gewöhnlichen Licht sehen wir auf den Schliffen (z. B. Fig. 8a) eine

tiefdunkle Linie durch die Frontalschliffe der Wirbel hindurch ziehen. Bei den Zygophiuren war an der entsprechenden Stelle höchstens ein ganz matter Streifen zu sehen, der durch die spezielle Balkenrichtung in der Suture hervorgerufen wurde. Dieser Streifen von *Astroboa* (= *Astrophytum*) ist anderer Natur; er scheint darauf zu beruhen, daß an den Verwachsungsstellen der Wirbelhälften, wo die ineinandergreifenden Bälkchen des Maschenwerkes starken Kräften ausgesetzt sind, krystallographische Umlagerungen stattgefunden haben, bei denen eine Verschiebung der optischen Achse eintritt, die — zumal wenn sie bei übereinanderliegenden Teilen nach verschiedener Richtung stattfindet — Undurchsichtigkeit nach sich ziehen kann. Doch gehört diese Erscheinung zu jener Gruppe von Abweichungen von den einfachsten Verhältnissen, die in einer besonderen Arbeit behandelt werden sollen.

Die erwähnte Trennungslinie war bei unserer Art: *Astroboa clavata* (*Astrophytum clavatum*), immer anzutreffen. Auch bei *Astrospartus mediterraneus* (= *Gorgonocephalus arborescens*) fehlt sie nicht. Gelegentlich kann man bei nicht zu dünnen Schliffen durch die Wirbel noch eine andere Erscheinung im gewöhnlichen Licht beobachten, die mit der Krystallnatur des Skeletmaterials zusammenhängt. Wir meinen die verschiedene Dunkelheit der verschiedenen Skeletstücke eines und desselben Schliffes, die uns schon aus den obigen Ausführungen bekannt ist. So erscheint z. B. in Fig. 8a die rechte Hälfte des der Verzweigungsstelle vorhergehenden Wirbels bedeutend dunkler als der zugehörige Teil; Ähnliches gilt in Fig. 8a von den letzten Wirbeln des linken Gabelastes. Auch mag hier nebenbei darauf hingewiesen werden, daß die Seitenplatten des Gorgonocephaliden-Armes, die gewöhnlich relativ klein sind, sich dennoch ohne weiteres von anderen sekundären Kalkstückchen der Haut durch das dunklere Aussehen abheben (Fig. 8a und 9a). Ihre optische Achse steht ungefähr senkrecht, sie haben also für die senkrecht durchgehenden Lichtstrahlen einen Brechungsexponenten von 1,658, der von dem des Canadabalsams so weit abweicht, daß durch die zerstreue Brechung und Reflexion des Lichtes an den einzelnen Balken fast kein Licht ungehindert passieren kann.

Im polarisierten Licht erkennen wir zunächst einmal, daß die optische Isolierung der Halbwirbel bei den Gorgonocephaliden genau so eklatant ist wie bei den oben vorggeführten Formen. Auch hier ist eine gewisse Konkordanz der Auslöschung in den Wirbelhälften



einer Seite zu konstatieren (Fig. 8b u. 10b). Diese Konkordanz ist auch hier eine sehr unvollkommene, wie z. B. in den Gabelästen der Fig. 10b gut zu erkennen ist, in der die am inneren Gabelrand gelegenen Hälften verschieden auslöschen, während sie gewöhnlich (Fig. 8b und 9b) zu ungefähr gleicher Zeit aufleuchten.

Doch nun zu dem eigentlichen Gegenstand, dem Wirbel der Verzweigungsstelle. Alle unsere Figuren, die im polarisierten Licht aufgenommen wurden (Fig. 8b, 9b, 10b), zeigen auf den ersten Blick, daß diese Verzweigungswirbel nicht wie die Normalwirbel aus zwei, sondern deutlich aus drei Teilen bestehen. Zwei dieser Teile erinnern in ihrer Form an die Normalwirbelhälften und sind ungefähr spiegelbildlich gleich. Zu diesen kommt aber noch ein drittes unpaares Stück, das sich vom distalen Ende keilförmig zwischen jene beiden einschiebt und mit seinem äußeren Ende den First des Daches bildet, mit dem wir oben die Distalseite des Gabelwirbels verglichen haben. Dieses unpaare Keilstück ist in der Tat ein neues bisher unbekanntes Skeletelement, während die beiden symmetrischen Stücke bis in Einzelheiten den Halbwirbeln entsprechen, mit denen sie in der Form, in der Detailstruktur des Kalkgewebes usw. weitgehendste Übereinstimmung aufweisen. Wenn ein Wirbel aus einer teigigen Masse bestände, so brauchte man nur vom distalen Ende her bis zur Mitte in seiner Symmetrieebene vorzudringen und die Massen dann bis zu einem Winkel von etwa  $60^\circ$  auseinander zu treiben, um die symmetrischen Stücke des Gabelwirbels zu erhalten.

Anders verhält es sich mit dem unpaaren Keilstück. Dieses ist ein Gebilde besonderer Art, und seine morphologische Natur bedarf genauerer Untersuchung. Verschiedene Möglichkeiten sind zu erwägen.

1. Zunächst könnte es sich um ein selbständiges Gebilde handeln, das auf keins der normalen Stücke des Ophiuridenarmes zurückgeführt werden kann, um ein Gebilde, das an der Verzweigungsstelle zum erstenmal entsprechend dem neuen Bedürfnis entstanden ist.

Diese Annahme hat den ersten Eindruck und das eigenartige Aussehen des neuen Skeletstückes für sich. Auf der anderen Seite aber entschließt sich der Morphologe nur ungern zu der Annahme, ein bisher unbekanntes Gebilde sei wirklich von Grund aus neu gebildet. Fast immer benutzt der Organismus etwas schon Vorhandenes, um es einem neuen Anspruch entsprechend auszugestalten. Die Annahme des selbständigen Neuauftretens bleibt also in ver-

gleichend anatomischen Betrachtungen immer etwas ultima ratio, zu der man erst zurückkehrt, wenn die übrigen Möglichkeiten erschöpft sind. Betrachten wir also zunächst andere vielleicht zutreffende Deutungen.

2. Es liegt der Gedanke nahe, anzunehmen, das Keilstück sei der Rest eines unterdrückten Wirbels oder einer Wirbelhälfte. Diese Annahme wird die muskuläre Verbindung der proximalsten Wirbel der Seitenäste mit dem Gabelwirbel und seinem Keilstück natürlich erscheinen lassen. Auch das Aussehen im nicht polarisierten Licht spricht dafür: das Keilstück ist von den beiden Wirbelhälften durch dieselben dunklen Linien (die wir oben durch kristallinische Umlagerung erklärten) abgetrennt, die überall zwischen den Wirbelhälften zu sehen sind. Dann verhält sich eben das Keilstück in bezug auf die Ausbildung der beiden distalen Wirbelgelenke und der zwei Distalflächen des Gabelungswirbels wie eine Wirbelhälfte.

An diese Annahme über die Natur des Keilstückes schließen sich jedoch einige weitere Fragen: entspricht das Keilstück einem Wirbelpaar oder nur einer Wirbelhälfte? Ersteres ist kaum möglich, denn die Polarisationsmethode zeigt klar und deutlich, daß es sich um ein einheitlich angelegtes Skeletstück handelt. Man darf sich nicht durch die Aufnahmen im gewöhnlichen Licht täuschen lassen; diese zeigen nämlich zuweilen (Fig. 10a) die Andeutung einer feinen längs verlaufenden Linie in der Mitte. Diese Linie kommt aber ohne jeden Zweifel durch die Balkenrichtung zustande, die in dem Skeletmaschenwerk der Richtung der ansetzenden Muskeln angepaßt ist und dementsprechend in der einen Hälfte des Keilstückes schräg nach links, in der anderen symmetrisch dazu nach rechts verläuft. Die Grenze zwischen den Feldern markiert sich dann gelegentlich als Linie. So kann uns das Bild im gewöhnlichen Licht zuweilen eine Trennung vortäuschen, die nicht vorhanden ist und von der Polarisationsmethode dementsprechend auch nicht bestätigt wird.

Es bliebe also die zweite Konsequenz allein übrig; das Keilstück entspräche einer Wirbelhälfte, und wir hätten zu fragen: wo ist die andere? Es ist keine sichere Spur von ihr aufzutreiben.

Doch soll über einige Funde berichtet werden, die ich zunächst geneigt war damit in Zusammenhang zu bringen. Bei dem Exemplar der Fig. 8 konnte ich im polarisierten Licht feststellen, daß der rechte Paarling der symmetrischen Wirbelhälften des Gabelungswirbels aus 2 Stücken besteht. Während im gewöhnlichen Licht

in dieser Hälfte keine Spur einer Trennung wahrzunehmen ist, zeigt uns das im polarisierten Licht aufgenommene Bild einen deutlichen Unterschied in der Auslöschung, und zwar mit völlig scharfer Grenze. Ich war nun geneigt, den proximalen, in unserem Bild ganz dunkel erscheinenden Teil als Paarling zu dem linken Halswirbel aufzufassen, während das rechte distale Ende mit dem Keilstück zusammen einen 2. Doppelwirbel repräsentieren sollte.

Diese Auffassung wurde an anderen Präparaten nachgeprüft, fand aber keine Bestätigung. Es muß sich also wohl bei dem einen Gabelungswirbel um eine zufällige Abweichung handeln, um einen Bruch (vielleicht schon bei der Anlage der Wirbel) der einen Wirbelhälfte und nachherige Verwachsung, bei der die optischen Achsen nicht ganz gleiche Lage erhielten. Auch kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß das kleine dunkle Stückchen selbständig angelegt wurde, dann mit dem eigentlichen Wirbel zusammentrat und mit ihm gemeinsam die Form bildete, die normalerweise das eine von beiden allein zustande bringt. In der Tat besitzt das Skeletbildungsgewebe der Echinodermen die Fähigkeit, aus 2 gewöhnlich selbständig bleibenden Teilen unter Umständen ein Gebilde zu formen, das die normale Gestalt eines Stückes erhält; wir werden selbst weiter unten in dem Verhalten von Epi- und Hypozygale des Crinoidenarmes ein Beispiel dafür näher kennen lernen. Vielleicht stellte das überzählige kleine Stückchen selbst auch eine überzählige Anlage einer Wirbelhälfte dar. Dafür könnte man anführen, daß sich öfters kleine Kalkstücken nachweisen lassen, die offenbar Reste unterdrückter Wirbelanlagen darstellen. Wenigstens muß ich als solche die kleinen Stückchen deuten, die in Fig. 10b zwischen dem Verzweigungswirbel und seinem rechten distalen Nachbarn wahrnehmbar sind. Die Photographie im gewöhnlichen Licht verrät nichts von dem Vorhandensein überzähliger Stücke an dieser Stelle. Das Polarisationsmikroskop aber zeigt uns mit vollkommener Deutlichkeit, daß an dem rechten distalen Gelenk des Gabelwirbels zwei Stückchen liegen, die selbständig auslöschen — sowohl gegeneinander als auch gegenüber den Wirbelhälften — und in der Mitte wie ein Wirbelpaar verwachsen sind. Nach dem ganzen Aussehen kann es sich hier kaum um einen Fall von jenen unregelmäßigen Änderungen der Krystallstruktur handeln, wie sie sonst an den Gelenkstellen (z. B. in Fig. 8a) häufiger angetroffen werden.

Alles in allem genommen erscheint es aber am wahrscheinlichsten, daß es sich in dem selbständigen dunklen Stückchen der

Fig. 8b um eine später wieder angewachsene und weiterwachsende Abbröcklung handelt. Damit wird auch die Deutung des unpaaren Keilstückes als Wirbelhälfte sehr unwahrscheinlich.

3. Ich habe auch an die Möglichkeit gedacht anzunehmen, das unpaare Stück des Gabelwirbels stelle eine ins Innere gezogene Seitenplatte der Verzweigungsstelle dar. Dafür läßt sich indessen keine Begründung finden. Die Seitenplatten, die zu den vorhandenen Wirbeln bzw. Wirbelhälften gehören, lassen sich alle nachweisen; sie stehen alle an Ort und Stelle, d. h. in seitlichem Kontakt mit den zugehörigen Halbwirbeln.

Der Gedanke an die Seitenplatten brachte mich jedoch zu der Überlegung, welche andere verfügbare Platte in der Haut am Distalrand der Verzweigungsstelle vorhanden gewesen sein könnte. Dabei fiel mir ein, daß jede Gabelungstelle des Armes einmal ein Armende gewesen sein könnte und als solches ein Terminale getragen haben mußte.

4. Die Keilstücke als Terminalia des Gorgonocephaliden-Armes. Wie steht es denn mit dem Terminale bei den Ophiuriden mit verzweigten Armen? Ich habe in der Literatur zu meinem Erstaunen darüber überhaupt keine Angaben finden können. Und doch ist es ein naheliegendes Problem, wie sich jene außerordentlich früh angelegte und konstante Platte des Ophiuridenarmes bei der Armverzweigung verhält. Zunächst ist zu fragen: haben die ganz jungen noch unverzweigten Arme der Gorgonocephaliden überhaupt ihr normales Terminale? Sodann: was wird aus diesem Skeletteil bei der ersten Gabelung? Und wie verhalten sich die Gabeläste, bekommen sie je ein neues Endstück, oder wird ein Ast mit demjenigen des Stammes versehen, während der andere ein neues Terminale bildet — oder desselben überhaupt entbehrt? Oder fehlen allen Gabelästen die Terminalia vollständig?

Über alle diese Fragen geben uns die vorliegenden Arbeiten keinen Aufschluß.

Dennoch können wir der Sache etwas näher kommen. Was die erste Frage angeht, so sind postembryonale Jugendstadien mit noch unverzweigten Armen von Cladophiuren mit späterer Armverzweigung zwar nicht auf das Vorhandensein von Terminalia untersucht worden, doch möchte ich nicht unterlassen, hier auf MORTENSEN'S (1912, p. 272—273, tab. 14 fig. 1—4; tab. 15 fig. 1; tab. 16 fig. 6 u. 7) interessante Angaben über die Terminalia von *Asteronyx loveni*, einer zu den Euryaliden gehörigen Form ohne Arm-

verzweigung, hinzuweisen. Wenn bei diesen nahen Verwandten der Cladophiuren mit verzweigten Armen die Terminalia auffallend groß angelegt werden (und postembryonal eine relative Verschmälerung und Einkeilung zwischen den dorsalen und ventralen Spalt der letzten Lateralschilder erfahren), so darf man wohl vermuten, daß diese uralten Elemente des Echinodermenskelets auch bei den verzweigten Armen ursprünglich angelegt werden.

Betreffs des Verhaltens der ersten Gabelast-Enden kann man vielleicht eine Figur LYMAN'S (1882, tab. 36 fig. 1) heranziehen, in der dieser Autor an den 20 gerade hervorsprossenden Armästchen eines jungen *Gorgonocephalus arcticus* (= *agassizii*) knospenförmige Enden zeichnet, die mich außerordentlich an das Aussehen von Terminalien an jungen Ophiuriden erinnern. Über *Astrophyton* lesen wir sogar bei LYMAN (1882, p. 253): „The beginning of an arm, as illustrated at its tip, differs in no essential from that of Ophiurans. A small swelling or knob makes the end,“ ...

Indessen dürfen wir auf diese Bemerkung kein allzu großes Gewicht legen, da die eigenartige Ansicht LYMAN'S (1874, p. 268), daß das Armende der Ophiuriden eine undifferenzierte Kalkröhre darstellte, die proximalwärts in die Armplatten zerfiel, diesen Forscher gehindert hat, die Bedeutung der Terminalia zu würdigen und die vorliegende Frage zu berühren.

Über die Terminalia der zahlreicheren späteren Verästelungen fehlt jeder Anhaltspunkt. Die starke Einrollung der letzten Ästchen, die relative Größe der Seitenplatten und die oft besonders dichte Anhäufung von Gürtelhäkchen läßt nicht leicht eine Entscheidung darüber zu, ob eine der zahlreichen in einem Endknöpfchen zusammenliegenden Kalkplättchen wirklich als Terminale angesprochen werden kann. Ich habe *Astroboa clavata* (= *Astrophytum clavatum*) und *Astrocladus euryale* (= *Gorgonocephalus verrucosus*) untersucht. Bei ersterer Form waren die Verhältnisse an den Armspitzen besonders ungünstig, aber auch bei der anderen Art konnte ich mich bei den wenigen wegen geringer Aufrollung überhaupt brauchbaren Spitzchen niemals überzeugen, daß das terminalste Kalkplättchen wirklich ein Terminale im morphologischen Sinne darstellt. Jedenfalls liegen an den Armspitzen der größeren Exemplare keine typischen großen Terminalplatten vor.

Man wird wirklich vollkommene Terminalia auch kaum erwarten dürfen, denn sie würden bei der nächsten Armverzweigung nur hinderlich sein.

Es ist klar, daß unser ganzes Problem nach dem Vorhandensein und Verbleiben der Terminalia eng verknüpft ist mit der Frage, ob die Armverzweigung ursprünglich und im Prinzip echt dichotomisch ist und endständig erfolgt oder ob es sich um Seitenastbildung hinter der Spitze handelt. Betreffs der ersten Verzweigungen zeigt LYMAN's oben beigezogene Figur (1886, tab. 36 fig. 1), daß es sich dabei um wirklich echte terminal dichotomische Gabelungen handelt. An den jüngsten Gabelstellen großer Exemplare kann man sich auch jederzeit überzeugen, daß LYMAN im Recht war, wenn er bemerkt „that the attempt at first is towards a fork with equal prongs“ (1878, p. 104). Und wenn DÖDERLEIN (1912, p. 260) feststellt: „Ursprünglich sind stets die beiden nach jeder Armgabelung (mit Ausnahme der 1.) auftretenden Armabschnitte auffallend ungleich an Länge und Gliederzahl“, so ist das sicher nicht so zu verstehen, daß die Ungleichheit auch morphologische Ungleichwertigkeit des Ursprungs einschlösse. Hatte doch schon LYMAN (und im Prinzip noch früher der von LYMAN zitierte JOHN WINTHROP in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 4, p. 1152, 1670) erkannt, daß Dichotomie „the only growth that concerns Astrophytons“ (1878, p. 103) sei, daß es sich im speziellen um eine Gabelungsweise handle, bei der immer abwechselnd der rechte bzw. linke Ast stärkere Ausbildung erfahre, wobei die stärkeren Teile die Tendenz zeigten, das Aussehen eines einheitlichen Hauptstammes anzunehmen oder, um einen bei den Botanikern gebräuchlichen Ausdruck zu gebrauchen, eine „Scheinachse“, ein „Sympodium“ zu bilden. Unsere eigenen Untersuchungen, die mit Absicht auch auf Gabelstellen mit ungleichen Ästen ausgedehnt wurden, haben gezeigt, daß der innere Bau auch in solchen Fällen durchaus für morphologische Gleichwertigkeit spricht, während die Annahme echter Seitenastbildung bei der Diskussion des eventuellen Wirbelcharakters des Keilstückes nicht zum Ziele führte.

Die echt dichotomische Natur der Gabelung macht es aber schon wahrscheinlich, daß auch in bezug auf ein eventuelles Terminale kein Ast vor dem anderen etwas voraus hat und daß nicht etwa ein Ast das Stammterminale bekommt und als Stamm weiter wächst. Wenn also überhaupt die Einzelzweige Terminalia besitzen, so stellen sie wohl alle Neubildungen dar, neben denen die Stammterminalia an jeder Verzweigungsstelle erhalten bleiben mußten.

Auch allgemeinere Gründe sprechen dafür. Überzählige Arme bei Seesternen sind mit Terminale versehen, wie denn überhaupt

die Ergebnisse über normale, teratologische oder experimentelle Vermehrung von Organen im allgemeinen zeigen, daß die überzähligen Organe Kopien ihrer Vorbilder sind.

Unmittelbar hinter dem Terminale liegt die Wachstumszone des Asteriden- und Ophiuriden-Armes; es ist wahrscheinlich, daß dort auch die Sprossungszone für die Gabeläste der Cladophiuren gesucht werden muß. Ob der Radiärkanal des Wassergefäßsystems über jene Stelle hinaus noch einen Endtentakel unter (oder, wenn die Terminalia sich überhaupt ringförmig schließen sollten, durch) das Terminale entsendet oder sich erst distal vom Terminale gabelt, bleibt unbekannt. Jedenfalls liegt es am nächsten, anzunehmen, daß ein Terminale, wenn es überhaupt angelegt wurde, im Gabelungswinkel angetroffen werden muß und sich dort, sei es von vornherein nach Analogie des Terminale von *Asteronyx loveni* (vgl. oben S. 231—232), sei es durch Weiterwachstum des Wirbels der Verzweigungsstelle in den proximalsten Skeletteil einkellt. Gerade an dieser Stelle haben wir aber unser Keilstück gefunden, und daher mag die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, daß wir in den Keilstücken der Verzweigungswirbel die bei der dichotomischen Gabelung an den fakultativen Armenenden zurückbleibenden Terminalia vor uns haben. Dafür spricht die Tatsache, daß ich schon an den jüngsten Gabelstellen immer auch das Keilstück angelegt fand, das also sicher nicht eine spätere Erwerbung darstellt. Völligen Beweis für die Hypothese wird aber erst die Entwicklungsgeschichte liefern können durch direkte kontinuierliche Verfolgung des Schicksals der ersten Terminalia postembryonaler Entwicklungsstadien, die wahrscheinlich ursprünglicheres Aussehen bewahren und besser als solche erkannt werden können als ihre sekundär auftretenden Nachfolger an den Enden der verästelten Arme.

#### IV. Das ambulacrale und das adambulacrale Element des Mundskelets der Ophiuren.

Zu den Skeletgebilden, deren Zusammensetzung aus 2 selbständig angelegten Teilen seit langem bekannt ist, gehören die Munddeckstücke des Mundskelets der Schlangensterne. Das dem Mund genäherte Ende dieser großen Skeletteile wird bekanntlich durch eine vorderste Seitenplatte gebildet, die distale Partie aber geht aus einer Wirbelhälfte hervor. Die hier zusammengetretenen Wirbelhälften und Seitenplatten gehören nicht demselben Segment an,

vielmehr 2 aufeinander folgenden: die der Segmentierung nach der Wirbelhälfte zugehörige Seitenplatte wird von dem benachbarten „Seitenmundschild“ dargestellt.

Es lag nahe, auch dieses Beispiel einer Verwachsung ursprünglich selbständig angelegter Teile als Prüfstein für unsere auf das krystalloptische Verhalten gegründeten Methode heranzuziehen. Ich habe zu dem Zweck mehrere große Totalschliffe vom Mundskelet der *Ophioglypha lacertosa* angefertigt. Diese Präparate weisen alle eine relativ große Schliffdicke auf; weitere Verdünnung würde gegenseitige Verschiebungen der zahlreichen einzelnen Teile eines solchen großen Schliffes mit sich gebracht haben. Diese größere Schliffdicke hat aber den Vorteil, daß einige in der Einleitung besprochenen krystalloptischen Verschiedenheiten schon im gewöhnlichen Licht hervortreten. Die Einbettung in ein Medium (Alkohol-Terpineolbalsam nach BECHER u. DEMOLL, 1913, p. 106—107), dessen Brechungsindex demjenigen des kleinsten Brechungsindex vom Kalkspat näher steht als dem größeren Index, nach dem der ordinäre Strahl gebrochen wird, muß notwendigerweise bei einem maschigen Körper Verschiedenheiten in der Lichtdurchlässigkeit nach sich ziehen; wenn bei einem Skeletteil die optische Achse nahezu senkrecht zur Schliffrichtung steht, so wird die (ordinäre) Hälfte des durchtretenden Lichtes durch wiederholte Brechung an den kleinen Kalkbalken immer stärker zerstreut werden, womit die betreffende Partie im Schliff dunkler erscheinen muß.

Diese von uns schon mehrfach berührte Erscheinung tritt nun bei den vorliegenden dicken Schliffen vom Mundskelet klar zutage. Unsere Fig. 11a stellt einen Ausschnitt aus einem solchen Schliff dar. Wir sehen die proximalen Partien von 2 Radien, und dementsprechend sind 2 Paar Mundeckstücke vollständig zu sehen. Der Schliff ist horizontal durch das Tier gelegt, und zwar ziemlich weit ventral, so daß bei den proximalsten Armwirbeln deren ventrale Rinne getroffen ist und eine wirkliche Teilung der Wirbel vorgetäuscht wird. Dagegen sind die Mundeckstücke von jedem Radius wirklich getrennt und gegeneinander etwas beweglich. Die radiären und interradiären Muskeln, die sich zwischen den zusammengehörigen Paaren bzw. den interradiär benachbarten Mundeckstücken ausspannen, ermöglichen diese Bewegung. Außer durch den großen distalen oder äußeren interradiären Muskel sind die Mundeckstücke auch in ihrem äußersten proximalen Ende unmittelbar hinter dem Torus angularis durch einen dünnen Muskel verbunden, der allerdings



nur auf dem im polarisierten Licht aufgenommenen Bild (Fig. 11b) sichtbar wird. Unmittelbar distal hinter diesem inneren interradiären Muskel stoßen die Mundeckstücke in einem zackigen interradiären Gelenk zusammen. Die ganze Einrichtung ermöglicht in leicht verständlicher Weise ein Vorschieben und Zurückziehen der interradiären Vorsprünge des Mundskelets. Nahe am distalen Ende weisen die Mundeckstücke große Foramina auf, von denen 2 Kanäle zu den Mundfüßchen führen. Von diesem äußeren Teil der Skeletteile geht ein proximal gerichteter Fortsatz aus, der an seinem freien Ende eine Tentakelschuppe trägt und mit dem Hauptteil des Mundeckstückes eine Nische bildet, in der der zugehörige Mundtentakel gelegen ist. — Soviel zur Orientierung.

Betrachten wir nun die Mundeckstücke in ihrer ganzen Ausdehnung, so ist auf den ersten Blick wahrzunehmen, daß das distale Ende dunkler aussieht als das proximale. Die beiden verschiedenen Töne gehen auch nicht gleichmäßig ineinander über, sondern weisen eine scharfe Grenze gegeneinander auf. Es ist klar, daß uns diese Grenze die Trennungslinie des ambulacralen vom interambulacralen Teil im Mundeckstück angibt. Auch hier finden wir die Tatsache bestätigt, daß die Verwachsungsgrenze auch bei äußerlich weitgehender Vereinheitlichung eine scharfe bleibt, daß der eine Teil keine weitgehende Durchflechtung der Balken mit denen des anderen Konstituenten eingeht. Die Deutlichkeit der Trennung und der unverkennbare Tonunterschied, der bei diesem Präparat im unpolarisierten Licht hervortritt, illustrieren die verschiedene Lichtdurchlässigkeit der Skeletteile je nach der Lage ihrer optischen Achse aufs schönste. So dicke Schliffe wie der in Rede stehende bedürfen eigentlich kaum der Zuziehung des Polarisationsmikroskops: die etwas dickeren Skeletteile wirken schon selbst etwas wie Polarisatoren (vgl. BECHER, 1914). Das tritt besonders schön hervor, wenn man bei der Betrachtung solcher Präparate unter dem Polarisationsmikroskop das obere oder untere Nikol des Instruments ausschaltet, so daß das übrigbleibende polarisierende Prisma des Instruments mit den (dazu mehr oder weniger günstig liegenden) Skeletstücken selbst ein Polarisatorenpaar darstellt. Diese Betrachtung mit einem Polarisator im Mikroskop kann für manche Präparate überhaupt die günstigste sein.

Allerdings erhält man auch auf diese Weise bei den naturgemäß immer noch relativ dünnen Schliffen nicht die krassen Unterschiede, die wir bei Benutzung von Polarisator und Analysator erzielen können. Fig. 11b gibt uns eine mikrophotographische Auf-

nahme zwischen gekreuzten Nikols. Die Stellung des Drehtisches war so gewählt, daß bei dem Mundeckstückpaar des am weitesten sichtbaren Radius auf der einen Seite schärfster Unterschied, auf der anderen aber fast völlige Gleichmäßigkeit in bezug auf die Helligkeit herrscht. In unserem allgemeinen Teil wurde ja dargelegt, daß sich dieses Helligkeitsverhältnis von maximaler Differenz bis zu völligem Ausgleich durch Drehung des Tisches ändern läßt. Auch hier sehen wir die scharfe Abgrenzung des ganz dunklen Wirbelanteils von dem hellen Seitenplattenteil des Mundeckstückes mit voller Deutlichkeit. Die beiden übrigen entsprechenden Teile zeigen geringere, aber noch deutliche Helligkeitsunterschiede.

### V. Die Syzygialpaare des Crinoidenarmes.<sup>1)</sup>

Der Ausdruck Syzygie wurde von JOHANNES MÜLLER eingeführt. Seine Definition lautet: „Unter Syzygie verstehe ich die unbewegliche Nahtverbindung zweier Glieder“ . . . „Das Glied, welches unter dieser Naht liegt, kann *hypozygale*, das obere *epizygale* heißen. Die Hypozygal-Glieder sind immer ohne *pinnula*, das *epizygale* trägt allein eine solche, beide Glieder gelten aber beim Alterniren der *pinnulae* für eines“ (1843, p. 215). Schon in dieser Definition ist ausgesprochen, daß es sich um 2 Glieder handelt (cfr. l. c. p. 217), daß sich dieselben aber in mancher Beziehung wie eins verhalten können. Daraus ergab sich eine Unklarheit für den Gebrauch des Wortes Glied, das J. MÜLLER zuweilen auch für ein Syzygialpaar anwendet. Schon weniger als eine Seite hinter der oben angeführten Definition heißt es z. B.: „daß das *axillare brachiale* . . . ein Syzygium hat und also aus einem *hypozygale* und einem *epizygale axillare* zusammengesetzt ist. Dagegen bildet das *radiale axillare* des Kelches kein Syzygium“. Und weiter in einer späteren Publikation unter anderem (1849, p. 248): „Das 1. Armglied scheint ein Syzygium zu haben . . . das folgende Glied ist wieder ein Syzygium.“

BATHER (1896, p. 57) hat den doppelten Sinn des Wortes Syzygie (für die Naht und für das Syzygialpaar) weiter verfolgt und

1) Über die mutmaßliche Entstehung der Syzygie aus einer ursprünglicheren Gliedverbindung und über den Zusammenhang des Problems mit der Frage nach der Ursprünglichkeit ein- oder zweireihiger Anordnung der Brachialia, vgl. A. H. CLARK, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 29, p. 40 bis 44, 1910, und in: Amer. Natural., Vol. 43, p. 577—587, 1909. Hier kann darauf nicht eingegangen werden.

findet ihn bei P. H. CARPENTER (vgl. 1884, p. 50, 51 und 53) und J. BELL (1892). CARPENTER bemerkt: „The double or syzygial joints thus formed resemble the ordinary brachials in bearing but one pinnule, and they are therefore best considered as single joints. In *Antedon rosacea*, for example, the third and fourth, the ninth and tenth, and the fourteenth and fifteenth joints of the growing arm are respectively united in pairs by syzygy; but the arm is best described as having syzygies in the third, eighth, and twelfth joints“ (1884, p. 50). So gründete sich auf das Verhalten der Syzygialglieder und auf die Bezeichnung Syzygium für das ganze Paar eine neue Zählweise für die Armglieder, die bei CARPENTER und BELL fast immer, bei J. MÜLLER gelegentlich angewendet wird. PERRIER dagegen hielt an der doppelten Zählung der Syzygialpaare fest, was CARPENTER's ausgesprochene Mißbilligung erregte (1888, p. 80).

Dennoch war P. H. CARPENTER im Grunde genommen von der ursprünglichen morphologischen Gleichwertigkeit des Hypozygale mit den übrigen Armgliedern überzeugt, das geht aus zahlreichen Sätzen seiner Challenger-Monographie klar hervor. So heißt es unter anderem (1884, p. 50): „The syzygial union of two arm-joints is of a somewhat peculiar character. For the hypozygal entirely loses its individuality as a separate segment of the arm, and bears no pinnule as the epizygale and the remaining brachials do“ ... und eine Seite weiter: „In *Metracrinus nodosus*, on the other hand, there are primitively eight radials, but besides the syzygy between the second and third, there is another between the sixth and seventh; so that there are really only six joints.“ ... Schon W. B. CARPENTER betont 1866 (p. 734) „that there is no interpolation of new segments (as some have supposed) either at the base or at any part of the length of the arms“ ..., das gilt im besonderen auch von dem Hypozygale, auch „the syzygies do not originate (as has been supposed by some) in an imperfect subdivision of segment — no subdivision, perfect or imperfect, ever taking place; but that they are formed by a partial coalescence of segments originally quite distinct“ (a. a. O., p. 721). Zur Begründung dieser Ansicht führt derselbe Autor am gleichen Orte weiter aus: „For in the early stage of the existence of this animal as a detached *Antedon*, there is still so little specialization in the rod-like segments of the arms, that they are all nearly similar in form, have no proper articular surfaces, and are held together by nothing else than an imperfectly fibrous sarcodic substance“ (vgl. auch p. 740).

Die hier vertretene Anschauung erfreut sich allgemeiner Zustimmung, obwohl das, was W. B. CARPENTER dafür anführt, nicht hinreichend scheint für eine so wichtige morphologische Frage. Auch die Figuren dieses Autors geben keinen bündigen Beweis. Entscheidender scheinen mir schon die vergleichend anatomischen Argumente, die man anführen kann, so das Auftreten syzygialer Verbindung zwischen kaum modifizierten Gliedern (z. B. von längeren Teilen der Pinnulae von *Hyocrinus*) bei primitiveren Formen als den Antedoniden; bei *Hyocrinus* (vgl. auch *Rhizocrinus* und *Bathycrinus*) besteht der ganze Arm aus einzelnen articulierenden Abschnitten, von denen jeder aus einem Paar oder aus einem Tripel von (mehr oder weniger) syzygial verbundenen Gliedern besteht, von denen immer nur das distalste eine Pinnula trägt. Auch der Stiel der letztgenannten Gattungen pflegt aus Gliederpaaren zusammengesetzt zu sein. Im ganzen genommen mag aus den vergleichend anatomischen Verhältnissen mit genügender Sicherheit hervorgehen, daß die Syzygialpaare oder -tripel aus zwei oder drei Gliedern verschmolzen sind, doch wird jeder, der sich in die Morphologie der Echinodermen einarbeitet, den Mangel eines klaren jederzeit nachprüfbaren entwicklungsgeschichtlichen Beweises für die herrschende Anschauung empfinden. Die Tatsache, daß die Konstituenten eines Syzygialpaares oder Tripels größere Einheiten bilden, vor allem, daß diese höheren Einheiten durch die Faktoren, die die Anordnung der Pinnulae bestimmen, auch als Einheiten, und zwar wie einzelne Glieder eines primitiven Crinoidenarmes, gewertet werden, muß in jedem die Vermutung erzeugen, ob die Paare oder Tripel nicht doch durch Teilung eines Gliedes entstehen könnten. Nach H. L. CLARK (1898, p. 72) entstehen das 11. und 12 Kalkringglied bei *Synaptula hydriformis* nicht durch selbständige Neuanlage, sondern durch Abgliederung von Auswüchsen schon vorhandener Glieder (vgl. DÖDERLEIN, Gestielte Crinoid. d. Siboga, 1907, p. 5). Sollten nicht auch bei den Crinoiden — bald nach der Anlage der einzelnen Glieder — Teilungen in denselben vorkommen können, da wir doch von der schnellen Auflösung des Larvenskelets her wissen, daß dem Organismus die calceolytischen Fähigkeiten zur Durchtrennung eines Gliedes wohl zu Gebote stehen? Die Zählweise der Glieder bei CARPENTER mag in solchen Vermutungen noch bestätigen.

Jedenfalls habe ich schon vor längerer Zeit, um mich selbst zu überzeugen, die äußersten Armenden von Crinoiden untersucht, die ja bekanntlich die Bildungsstätten der Glieder darstellen, und weiter

proximalwärts alle embryonalen Stufen erkennen lassen. Diese Untersuchung ist nicht ganz so einfach, und schon dabei nimmt man am besten das Polarisationsmikroskop zu Hilfe, um die kleinen jungen und dicht aufeinander gedrängten Skeletstücke in ihrer Selbständigkeit erkennen zu können.

An diesen Armen sind auch die zukünftigen Pinnulae schon sehr frühzeitig zu erkennen als kleine seitlich von der Hauptachse gelegene Kalkkörperchen. Diese Kalkkörperchen liegen aber meist seitlich noch etwas zu weit ab, um klar genug anzudeuten, ob zwischen zwei (links bzw. rechts stehenden) Pinnulaanlagen ein oder zwei Wirbel vorhanden sind. Man kann dies aber durch Abzählen einer größeren Strecke feststellen, wobei sich dann schon hier überzählige Wirbel ergeben, die natürlich die schon angelegten Hypozygalia darstellen. Da dieselben aber sehr eng aufeinander liegen, so bedarf man, um zu völliger Überzeugung darüber zu gelangen, daß diese Wirbel auch selbständig angelegt wurden, noch weiterer Argumente. Hier fand ich nun bei meinen früheren Studien folgenden Angriffspunkt, um das Problem zu entscheiden. Die jungen Wirbel werden bekanntlich zuerst in Form eines nach oben offenen kleinen hufeisenförmigen Kalkkörpers angelegt, dessen Ebene senkrecht zur Armachse steht. In Richtung der Armachse wachsen nun von diesem Hufeisen nach vorn und hinten einzelne Stäbe aus, die sich bald gitterförmig in Verbindung setzen und so dem jungen Armglied die Form einer oral offenen Rinne geben. In dieser Rinne (die sich später bekanntlich über dem dorsalen Nervenstamm schließt) läßt sich aber noch längere Zeit bei genauerem Hinsehen das primäre quergelagerte Hufeisen erkennen, das durch Apposition von Skeletsubstanz sogar noch etwas dicker geworden ist.

Ich schloß nun: sind die ziemlich frühzeitigen Anlagen der Hypozygalia selbständige Bildungen, so müssen sie im Innern auch das Primärhufeisen erkennen lassen; sind sie aber durch terminale Abgliederungen oder durch mediane Teilung von anderen Gliedern entstanden, so wird das Primärhufeisen aller Wahrscheinlichkeit nach auch fehlen. Ich versuchte deshalb in einer Zahl von Gliedern, die nach den bekannten Syzygialverhältnissen von *Antedon* sicher ein Hypozygale enthalten mußten, jedes Glied auf den Besitz des Primärhufeisens zu prüfen. Es gelang mir, dieses Hufeisen in jedem der Wirbel, auch in den kürzesten (die offenbar Hypozygalia werden sollten), nachzuweisen. Damit war der selbständige Ursprung in der Tat klar nachgewiesen. Manche mögen einen solchen Beweis für

überflüssig halten und die vergleichend anatomischen Indizien für hinreichend erachten. Ich glaube indessen, daß man sich im allgemeinen zu wenig genau Rechenschaft gibt über die Gründe für die Deutung der Syzygie, und sicherlich dürfte es nur wenige Zoologen geben, die ihr Urteil auf eigene exakte Prüfung des Problems gründen können.

Indessen bedarf es keiner Worte darüber, daß eine Tatsache oder Auffassung erst dann im höchsten Sinne zum festesten Besitz der Wissenschaft gerechnet werden kann, wenn sie sich jederzeit ohne Mühe reproduzieren läßt. Dieses Ziel erreichen wir im vorliegenden Problem wieder mit Hilfe unserer Polarisationsmethode. Ich deutete schon oben an, daß die Selbständigkeit der jungen Armgliedanlagen mit dem Polarisationsmikroskop an ihrer verschiedenen Auslöschung auch dann erkannt werden kann, wenn die Skeletstückchen dicht aneinander gedrückt sind und keine Grenze zwischen sich erkennen lassen. Auch die Primärhufeisen brauchen wir dann nicht. Wenn die Armspitze — wie das gewöhnlich der Fall ist — eine mehr oder weniger starke Einkrümmung zeigt, so leuchten die einzelnen jungen Armglieder bei Drehung des Mikroskoptischchens manchmal fast regelmäßig der Reihe nach auf und können so in ihrer Selbständigkeit leicht erkannt werden.

Selbstverständlich lag es für mich nahe, bei der Prüfung unserer neuen Untersuchungsmethode auch das Syzygialproblem wieder aufzunehmen und nun wie bei der Frage nach der Doppelnatur der Ophiuridenwirbel den Versuch zu machen, ohne Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte auch den ausgebildeten und als Syzygialpaar verbundenen Wirbeln ein Zeugnis über ihren selbständigen Ursprung abzuwingen.

Die beiden Syzygialglieder sind fest miteinander verbunden. An der Nahtfläche gehen von dem Nervenkanal ungefähr radiale niedrige Dämme aus, die von beiden Gliedern genau aufeinander passen und eine absolut unbewegliche Verbindung ergeben, die durch die kurzen, in den Feldern zwischen den Dämmen übertretenden Fasern verstärkt wird. An diesen Syzygialstellen gibt es kein Biegen, sondern nur ein Brechen. Letzteres tritt bekanntlich — zumal bei frei schwimmenden Formen, die ihre Arme autotomieren — an diesen Stellen ziemlich häufig auf.

Nun ist ohne weiteres klar, daß jene verbindenden Dämme die Überreste früherer völliger Übergänge darstellen würden, wenn Epi- und Hypozygale ursprünglich einheitlich angelegt würden. Die

ursprünglich einheitliche optische Achse würde also auch nach der Vorbereitung der Teilung in beiden Stücken dieselbe geblieben sein.

Umgekehrt würde die Auslöschung der beiden Teile in dem Syzygialpaar wahrscheinlich eine verschiedene sein, wenn sie selbstständig entstanden und erst später zusammengetreten wären. Nur der Zufall könnte es fügen, daß die Auslöschung im Epi- und Hypozygale einmal genau übereinstimmte. Obwohl die optische Achse in den Armgliedern im allgemeinen in Richtung der Armachse fällt, so ist diese Regel doch keine mathematisch genaue, und meist löschen die einzelnen Armglieder, wie schon oben erwähnt wurde, infolge leichter Armkrümmungen und dergleichen etwas verschieden aus. Jedenfalls müssen wir bei selbständigem Ursprung der syzygialen Paarlinge erwarten, wenigstens unter einer größeren Anzahl von Fällen, Differenzen in der Auslöschungsrichtung anzutreffen.

In Wirklichkeit zeigen sich solche Differenzen aber schon bei dem ersten besten Präparat, das man vornimmt. Selbst an dem ungeschliffenen Totalpräparat eines distalen Armteiles, das die beiden Figg. 12 im gewöhnlichen und im polarisierten Licht wiedergeben, tritt eine Verschiedenheit der Auslöschung klar hervor. Fig. 12a zeigt uns die dünnen distalen Armglieder und die abwechselnd rechts und links abgehenden Pinnulae. Nur das kleine Hypozygale wird von den Pinnulae überschlagen, und zwar fällt die Pinnula dieses Gliedes nicht — wie man erwarten sollte — einfach aus, sondern sie ist sozusagen auf das folgende Glied geschoben. Das Epizygale und das Glied unter dem Hypozygale tragen also die Pinnula nicht an derselben Seite, wie es bei einer einfachen Ausfallerscheinung sein müßte, sondern an verschiedenen Seiten. Die Ordnung der Pinnulae rechnet also das Hypozygale überhaupt nicht als Glied.

Dennoch ist dieses Glied selbständig, wie uns ein Blick auf das Bild im polarisierten Licht zeigt. Das untere Syzygialglied erscheint wesentlich dunkler als das Epizygale und ist von diesem letzteren im Ton fast genau so verschieden wie von dem proximalwärts sich anschließenden Glied. Die Helligkeit der Armglieder ist nahezu, wenn auch nicht absolut, dieselbe in der ganzen Reihe. Noch exakter stimmt die Richtung der optischen Achse in den Pinnulagliedern mit der Längsrichtung des Ästchens überein. Bemerkenswert ist die besondere Auslöschung des kleinen Gelenkgliedes am Ursprung jeder Pinnula, das im polarisierten Licht scharf herausgehoben wird.

Nebenbei mag bei diesem Präparat auf den allgemeinen Vor-

teil der Dunkelfeldbeobachtung im polarisierten Licht hingewiesen werden. In unserer Fig. 12b treten die zahlreichen kleinen Saumplättchen der Ambulacralrinne, die bei *Antedon* in der Nähe des distalen Armendes erhalten sind, als kleine dunkle Striche an der Pinnulaseite hervor, während sie auf der Photographie im gewöhnlichen Licht bei derselben Vergrößerung neben den Weichteilen nicht zu erkennen sind.

Die beiden folgenden Präparate, die wir im Bild vorführen, stellen dann Schliffe durch weiter proximal liegende Armteile von *Antedon eschrichti* dar. In Fig. 13 verläuft der Schliff ungefähr frontal. Man sieht die einzelnen Brachialia, die in ihrer Gestalt wie einzelne Keile abwechselnd in gekehrter Lage nebeneinander angeordnet sind. In der Mitte finden wir ein Syzygialpaar, und es ist schön zu erkennen, wie dasselbe die keilförmige Gestalt eines Einzelgliedes angenommen hat und sich nur noch durch etwas beträchtlichere Größe unterscheidet. Im gewöhnlichen Licht (Fig. 13a) ist nichts wahrzunehmen, was auf den selbständigen oder gemeinsamen Ursprung der beiden Syzygialstücke hinwiese. Dagegen tritt im polarisierten Licht die Sondernatur des Hypozygale wieder mit aller Deutlichkeit zutage (Fig. 13b). Die übrigen Brachialia zeigen ungefähr denselben Grad von Helligkeit, auch hier liegt natürlich die optische Achse im allgemeinen in der gemeinsamen Armrichtung. Doch mag nochmals betont werden, daß auch hier keine vollständige Übereinstimmung herrscht; bei anderer Einstellung des Präparats auf dem Drehtisch treten auch zwischen den übrigen Brachialia die Unterschiede in der Auslöschung mit hinreichender Deutlichkeit hervor.

Wesentlich dasselbe zeigen uns die beiden Figg. 14. Der Schliff geht hier in sagittaler, d. h. oro-apicaler Richtung durch den Arm. Die sichtbaren Armglieder differieren sehr stark in der Auslöschung. Der Unterschied in der Helligkeit von Epi- und Hypozygale ist hier geringer, aber immerhin deutlich genug, um darzutun, daß die beiden Skeletteile selbständig und nicht durch unvollkommene Teilung eines einzelnen Stückes entstanden sind.

## VI. Notiz über die Herstellung der mikrophotographischen Aufnahmen im polarisierten Licht und über die Vermeidung dabei auftretender Fehler der Strahlenvereinigung.

Zu der Herstellung meiner mikrophotographischen Aufnahmen bediente ich mich des großen WINKEL'schen Apparats. Die Kamera



wurde senkrecht gestellt, so daß der Objektstisch des Mikroskops horizontal stand. Das ist für alle Aufnahmen von Schliffen zu empfehlen; denn bei umgelegtem Mikroskop und vertikalem Tisch sinken die spezifisch schweren Schliffe in dem leichteren Balsam während längerer Expositionen um merkliche Beträge, solange der Balsam nicht durch monatelanges Liegen der fertigen Präparate oder durch besondere Maßnahmen vollkommen hart geworden ist.

Bei Herstellung der Aufnahmen im gewöhnlichen Licht ist es ratsam, mit ungefähr parallelem Licht oder jedenfalls nicht mit einem Beleuchtungskegel von zu großer Apertur zu belichten, denn bei der Anwendung zu konvergenter Beleuchtung verschwindet der Refraktionsanteil im mikroskopischen Bild, der bei so dünnen durchsichtigen Bälkchen in hochbrechenden Medien sehr zu seiner Deutlichkeit beiträgt. Ich wendete daher zur Beleuchtung den Planspiegel ohne Beleuchtungsapparat an. Auf dem Spiegel wurde ein nur wenig vergrößertes Bild einer (etwa 55 cm entfernten) Gasglühlichtlampe entworfen. Ich habe nur wenig Aufnahmen mit Okular gemacht, bei allen in der vorliegenden Arbeit wiedergegebenen Bildern wurde mit einem WINKEL'schen Luminar photographiert, das an Stelle des Objektivs an den Tubus des Mikroskops geschraubt wurde. Um das Gesichtsfeld weniger einzuschränken, wurde der obere das Okular tragende Teil des Tubus entfernt.

Um möglichst gleiche Vergrößerungen bei den verschiedenen Aufnahmen desselben Präparats zu erzielen, verwendete ich für alle Aufnahmen — auch für die im gewöhnlichen Licht — ein großes Polarisationsmikroskop von LEITZ in Wetzlar, das mir von dieser Firma für meine Untersuchungen in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt wurde. Für die Aufnahmen in gewöhnlichem Licht wurden Polarisator und Analysator natürlich ausgeschaltet.

Für die Aufnahmen im polarisierten Licht habe ich leicht konvergente Beleuchtung — Hohlspiegel und eine am Polarisator befestigte Beleuchtungslinse — benutzt. Auch hier wurde mit dem Luminar ohne Okular photographiert. Dementsprechend wurde das Tubusnikol als Analysator verwendet.

Ich habe auch Aufnahmen mit Okular gemacht. Bei derartigen Aufnahmen darf jedoch nicht das Tubusnikol, sondern nur ein aufsetzbarer Okularanalysator in Anwendung kommen — trotz der damit eventuell verbundenen Einschränkung des Gesichtsfeldes. Photographiert man mit (Objektiv und) Okular und wendet den Tubusanalysator an, so erhält man unscharfe Bilder.

Diese Unschärfe beruht auf einer Art von astigmatischer Störung des Strahlenverlaufes: ich konnte bei genauerer Untersuchung feststellen, daß das Bild jedes Punktes in ein kleines Kreuz ausgezogen war. Diese Störung beruht meiner Meinung nach darauf, daß die zu einem Objektpunkt gehörigen Strahlen das Nikol konvergent, also unter verschiedenen Winkeln, durchsetzen. Jeder dieser Strahlen erfährt für sich betrachtet nur eine Parallelverschiebung, weil die Ein- und Austrittsfläche beim Nikol parallel sind. Da aber der Brechungsindex des Kalkspats für die verschiedenen Richtungen der Strahlen eines Büschels verschieden ist und sich im Hauptschnitt und der dazu senkrechten Ebene in verschiedenem Grade mit zunehmender Öffnung ändert, so werden die einzelnen Strahlen auch verschiedene Parallelverschiebungen erfahren, so daß die axiale Symmetrie der Büschel eine astigmatische Störung erleidet, wogegen Strahlen von gleicher Öffnung aber verschiedenen Azimuthen beim senkrechten Durchgang eines Büschels durch eine isotrope planparallele Platte alle gleich gebrochen werden und sich in einem Punkte schneiden. Es erhellt, daß der Fehler um so deutlicher hervortreten wird, je stärker die Konvergenz der Strahlen ist (d. h. je geringer die Entfernung des vom Objektiv entworfenen reellen Bildes), und daß der Fehler mehr und mehr verschwindet, wenn die das Nikol durchsetzenden Strahlen sich der Parallelität nähern.

Es ergeben sich daraus einige Regeln für die Praxis der Aufnahmen.

Zunächst gilt als allgemeine Regel: das Analysatornikol ist an einer Stelle in den Strahlengang einzuschalten, an dem die zu einem Objekt- und Bildpunkt gehörigen Strahlen möglichst geringe Neigungen zueinander haben und womöglich parallel sind.

Da wir mit der photographischen Platte fast beliebig weit von der letzten Linse des optischen Systems abrücken und damit die zeichnenden Strahlen für einen Punkt fast parallel machen können, so empfiehlt es sich im allgemeinen, das Nikol dicht über die projizierende Linse (an deren Bildseite) anzubringen und einen beträchtlichen Kameraauszug zu wählen. Daraus ergibt sich ohne weiteres, daß bei dem Projizieren mit dem Okular ein Okularaufsatznikol verwendet werden soll und nicht der Tubusanalysator, für den eine beträchtliche Konvergenz der Strahlen dadurch vorgeschrieben ist, daß die zusammengesetzten Mikroskope ein für allemal für eine bestimmte Objektivbildweite eingerichtet sind.

Projiziert man dagegen ohne Okular mit dem Objektiv allein, so ist auch der Tubusanalysator brauchbar, weil er dann von fast parallelen zeichnenden Strahlen in den Einzelbündeln durchsetzt wird. Allerdings empfiehlt es sich dann statt des mikrophotographischen Objektivs, das nur für eine bestimmte geringe Bildweite das Optimum der Schärfe aufweist, ein kleines photographisches Objektiv (Mikroplanare, Mikroluminare, Mikrosummare) zu nehmen.

Zum Schluß mag erwähnt werden, daß sich der angedeutete Mangel in der Strahlenvereinigung auch bei der subjektiven Beobachtung bemerkbar macht und auch da bei der Anwendung des Okularaufsatznikols am geringsten ist, weil unser Auge noch parallel aus dem Okular austretende und also das Nikol fehlerlos durchsetzende Strahlen zu einem Bildpunkt auf der Retina vereinigen kann. Da ich die Theorie des vorliegenden Fehlers und die Mittel zu seiner Beseitigung an anderer Stelle genauer entwickeln werde, so soll hier darauf nicht näher eingegangen werden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1896. BATHER, F. A., The term „Syzygy“ in the description of Crinoids, in: Zool. Anz., Vol. 19, p. 57—61 u. 198.
1914. BECHER, S., Über eine auf die Struktur des Echinodermenskelettes gegründete neue Methode zur Herstellung von polarisiertem Lichte, in: Zool. Anz., Vol. 44, p. 122—136.
1914. BECHER u. R. DEMOLL, Einführung in die mikroskopische Technik für Naturwissenschaftler und Mediziner, Leipzig 1913, VI + 183 pp.
1892. BELL, F. J., Catalogue of the British Echinoderms in the British Museum (Natural History), London, VIII + 202 pp. u. 16 tab.
1884. CARPENTER, P. H., Report on the Crinoidea, Part I. General morphology, with descriptions of the stalked Crinoids, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 11 (Part 32), X + 442 pp., 62 tab. u. 21 Textfigg.
1888. —, Report on the Crinoidea, Part II. The Comatulæ, *ibid.*, Vol. 26 (Part 60), 399 pp. u. 70 tab.
1866. CARPENTER, W. B., Researches on the structure, physiology, and development of *Antedon* (*Comatula*, LAMK) *rosaceus*. — Part 1., in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, p. 671—756, tab. 31—43.
1898. CLARK, H. L., *Synapta vivipara*: A contribution to the morphology of Echinoderms, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 5, p. 53—88, tab. 11—15.
1911. DÖDERLEIN, L., Über japanische und andere Euryalæ, in: Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens, herausgeg. von F. DOFLEIN, 123 pp., 7 tab. u. 52 Textfigg.
1912. —, Die Arme der Gorgonocephalinae, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2, p. 257—274, tab. 16—18.
1887. v. EBNER, V., Über den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme, nebst Bemerkungen über Kalkskelete überhaupt, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 95, Abt. 1, p. 55—149 u. 4 tab.
1851. GAUDRY, A., Mémoire sur les pièces solides chez les Stellérides, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 16, p. 339—379 u. 5 tab.

1878. LUDWIG, H., Beiträge zur Anatomie der Ophiuren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 31, p. 346—394, tab. 24—27 u. 1 Textfig.
1881. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiurenskelettes, *ibid.*, Vol. 36, 1882, p. 181—200, tab. 10 u. 11 u. 1 Textfig.
1874. LYMAN, TH., Ophiuridae and Astrophytidae, old and new, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, Vol. 3, p. 221—272, tab. 1—7 u. 7 Textfigg.
1878. —, Mode of forking among Astrophytons, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 19, p. 102—108, tab. 4—7 (Meeting March 7, 1877).
1880. —, A structural feature hitherto unknown among Echinodermata, found in deep-sea Ophiurans, in: Anniversary Mem. Boston Soc. nat. Hist., p. 1—12 u. 2 tab.
1882. —, Report on the Ophiuroidea, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 5 (part 14), 386 pp. u. 48 tab.
1824. MECKEL, J. FR., System der vergleichenden Anatomie. 2. Theil (Besondere Anatomie), 1. Abth. X + 542 pp. Halle 1824.
1910. MORTENSEN, TH., Microphiura decipiens n. g. n. sp. A remarkable new West Indian Ophiurid, in: Vidensk. Meddel. nat. Foren. København, p. 203—209 (7), 2. Aarg., tab. 2 and 2 Textfigg.
1912. —, Über *Asteronyx loveni* M. TR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 101, p. 264—289, tab. 14—18.
1843. MÜLLER, JOH., Über den Bau des *Pentacrinus caput Medusae*, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1841, p. 177—248, tab. 1—6.
1849. —, Über die Gattung *Comatula* LAM. und ihre Arten, *ibid.* aus dem Jahre 1847, p. 237—265.
1852. —, Über die Ophiurenlarven des adriatischen Meeres, *ibid.* aus dem Jahre 1851, p. 33—61, 8 tab.
1854. —, Über den Bau der Echinodermen, *ibid.* aus dem Jahre 1853, p. 123—219, tab. 1—9.
1885. SOLLAS, W. J., On the physical characters of calcareous and siliceous Spongespicules and other structures, in: Sc. Proc. Dublin Soc. (N.S.), Vol. 4, 374—392, tab. 15 u. 7 Textfigg.
1913. v. UBISCH, L., Die Anlage und Ausbildung des Skelettsystems einiger Echiniden und die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago, in: Z. wiss. Zool., Vol. 104, p. 119—156, tab. 6 u. 7 u. 3 Textfigg.
-

## Erklärung der Abbildungen.

---

Alle Figuren sind Reproduktionen nach mikrophotographischen Aufnahmen. Die Bilder mit schwarzem Grund sind im polarisierten Licht bei gekreuzten Nicols aufgenommen. Die dasselbe Objekt darstellenden Aufnahmen haben dieselbe Nummer, sind aber zur Unterscheidung mit a, b, c bezeichnet. Alle Figuren sind durchnummeriert.

### Tafel 11.

#### Horizontale Längsschliffe durch Ophiurenarme.

Fig. 1. Frontaler (horizontaler) Längsschliff durch den Arm von *Ophioglyphia lacertosa* in gewöhnlichem (Fig. 1a) bzw. polarisiertem (Fig. 1b) Licht. WINKEL, Luminar 34 mm. 13,9:1 bzw. 13,5:1. Der Schliff liegt weit ventral, so daß bei einigen Wirbeln (der mittleren Skeletstückreihe) die ventrale Längsfurche für den Radiärkanal schon getroffen ist. Auf jeder Seite der Wirbel eine Reihe Lateralplatten mit je einem Stachel. Die Wirbel zeigen die proximale Gelenkpfanne und den distalen Gelenkhöcker, hinter der Gelenkpfanne zwei feine Foramina für die Intervertebralmuskelnerven und noch weiter distalwärts als helleren Querstreifen den Verlauf der Kanäle für das rechte und linke Füßchen, die bei Fig. 1a in einer Einbuchtung der Wirbel angedeutet sind. Im polarisierten Licht sieht man zahlreiche Muskelfetzen zwischen den Wirbeln und zwischen den Seitenplatten aufleuchten. Die Wirbel sind nur zur Hälfte hell und zeigen ihre Doppelnatur.

Fig. 2. Mehr dorsal verlaufender horizontaler Längsschliff durch ein mehr distales Armstück derselben Art bei gleichen Vergrößerungen. Die organische Substanz ist bis auf einige in Fig. 2b sichtbare Reste entfernt. Die Wirbel zeigen den mehr dorsalen proximalen und die zwei distalen Gelenkhöcker. An den medialen Berührungspunkten weisen die Wirbel eine Partie mit verschobener Achsenlage auf. In Fig. 2b tritt die Doppelnatur der Wirbel hervor.

Fig. 3. Horizontaler Armlängsschliff von *Ophioderma lacertosum* (= *longicauda*). WINKEL, Luminar 34 mm. Fig. 3a 13,9:1, Fig. 3b 13,5:1. Die Weichteile sind fast vollständig entfernt. In den Wirbeln sind die Foramina für die Intervertebralmuskelnerven sichtbar. Die Selbständigkeit der Halbwirbel wird, wie Fig. 3b zeigt, selbst in den feinsten Kalkbälkchen der medianen Suturen beibehalten.

#### Tafel 12.

Armquerschliffe von Ophiuridenarmen. WINKEL, Luminar 34 mm. Von jedem Schliff sind 3 Bilder gegeben, 1 im gewöhnlichen Licht (die obere a-Reihe, 13,9:1) und 2 im polarisierten Licht (b- und c-Reihe, 13,5:1), bei denen die Stellung des Drehtisches so gewählt wurde, daß einmal die rechte und im 2. Falle die linke Wirbelhälfte hell hervortritt, während die andere auslöscht.

Fig. 4. *Ophioglypha lacertosa*. Man sieht die Dorsalplatte des Armes, die beiden großen Lateralplatten (von denen die rechte scheinbar geteilt ist, weil eine Delle angeschliffen wurde) und als dünne dunkle Zeichnung das angeschliffene Ende der Ventralplatte. Der Wirbel in der Mitte ist nahe am proximalen Ende durchschnitten, so daß die Intervertebralmuskeln und sogar 2 kleine Stückchen von einem benachbarten Wirbel getroffen sind.

Fig. 5. *Ophioglypha lacertosa*. Die Weichteile sind fast völlig entfernt. Der Schliff ist durch das proximale Armende geführt, wie man daran erkennt, daß die Seitenplatten an der Stelle, an der sie in der ventralen Mittellinie zusammenstoßen, eine Einbuchtung aufweisen, deren (dorsaler) Boden nur von einer äußerst dünnen Skeletschicht gebildet wird. Diese Einbuchtung findet sich nur an den ersten Wirbeln bei unserer Art. Der Wirbel ist dorsal nahe an seinem distalen Rand getroffen und zwar auf der linken Seite noch etwas weiter. Eine Delle der distalen Grenzfläche stellt sich rechts oben im Schliff als Loch dar. Ventral sind die Muskelnervenkanäle getroffen.

Fig. 6. *Ophioderma lacertosa* (= *longicauda*). Die dorsale Armbedeckung besteht hier aus 1—4 oder noch mehr (bei unserem Präparat aus 4) Schildern, die in der Mitte über dem dorsalen Armkanal zusammenstoßen. Die großen Seitenplatten stoßen ventral über der oralen Armrinne aneinander. Über ihrem Treffpunkt sieht man den Querschliff der ventralen Armplatte. Seitlich daneben eine Anzahl von quergetroffenen Stacheln. Man sieht die Gelenkstellen der Dorsal- und Lateralplatten mit dem Wirbel. Die äußeren Skeletstücke enthalten in ihren Maschen reichlich Pigment.

Fig. 7. *Ophiomyxa pentagona*. Die Muskeln und die reichlich entwickelte Weichsubstanz der Körperwand ist erhalten. Vom Skelet sehen wir 2 zerfallene Dorsalplatten, die Lateralplatten (links nur in ihrem ventralen Teil) und jederseits einige Stacheln. Man sieht die Dorsal- und Ventralrinne des Wirbels sowie die seitlich angeschliffenen Dellen für den Ansatz der dorsalen und ventralen Intervertebralmuskeln. Unmittelbar über den zusammenstoßenden Seitenplatten sieht man in der Ventralrinne den Radiärnerven.

## Tafel 13.

Horizontalschliffe durch Armverzweigungen von *Astroboa clavata* (*Astrophytum clavatum*). WINKEL, Luminar 34 mm. Vergr. der im gewöhnlichen Licht aufgenommenen Bilder 19,3, der übrigen 18,8:1.

Fig. 8. Schon in Fig. 8a tritt die Doppelnatur der Wirbel durch die schwarze Trennungslinie hervor, die alle Wirbel durchsetzt und durch Material mit verschobener optischer Achse hervorgerufen wird. Auch die verschiedene Durchsichtigkeit (Helligkeit) der Wirbelhälften verrät schon ihre Selbständigkeit. In der äußeren Armbedeckung sieht man neben kleineren hellen Skeletstücken in gleichen Abständen einige dunkle, die sich seitlich an die Wirbel anlegen, es handelt sich darin um die etwas rudimentären Seitenplatten. An dem dünneren Gabelast, der sich selbst wieder verzweigt, ist der Schnitt weiter ventral gegangen, die ventrale Rinne der Wirbel ist angeschliffen, die dunklen Seitenplatten erscheinen hier in größerer Ausdehnung. In Fig. 8b tritt die Selbständigkeit der Wirbelhälften eklatant hervor. Dazu wird deutlich, daß der Wirbel der Vergabelungsstelle wirklich aus 3 Teilen besteht, aus 2 seitlichen und 1 unpaaren Keilstück, das schon im gewöhnlichen Licht sichtbar war, sich hier aber als wirklich selbständig erweist. Ferner ist zu beachten, daß der eine paarige Teil des Gabelstellenwirbels sich noch als zusammengesetzt aus 2 Teilen erweist, wobei es sich aber um eine anormale Erscheinung handeln dürfte. Im polarisierten Licht treten wieder die Zwischenwirbelmuskeln leuchtend hervor.

Fig. 9. Ein weiter terminal geführter Schliff, der mehr ventral geht und deshalb mit Ausnahme der Enden die ventrale Wirbelrinne getroffen hat. Dementsprechend sind die Seitenplatten als größere dunkle Teile gut sichtbar. Die beiden Gabelstellenwirbel zeigen ihre Zusammensetzung aus 3 Stücken.

Fig. 10. Vgl. die Erklärung von Fig. 8. Besonders hervorzuheben ist der Umstand, daß zwischen dem Gabelstellenwirbel und dem 1. Wirbel des rechten Astes ein doppeltes Skeletstück liegt, das nur im polarisierten Licht hervortritt und vielleicht einen rudimentären Wirbel darstellt. Beachte in dem im gewöhnlichen Licht aufgenommenen Bilde die dunklen Seitenplatten des Armes, von denen rechts 2 in größerer Ausdehnung sichtbar werden.

## Tafel 14.

Fig. 11. Horizontalschliff durch das Mundskelet von *Ophioglyphia lacertosa*. WINKEL, Luminar 34 mm; Vergr. von Fig. 11a 13,9, von Fig. 11b 13,5:1. Der Schliff geht so weit ventral, daß die ventrale Armrinne angeschliffen ist und die Wirbelhälften getrennt erscheinen. Man sieht die großen Mundeckstücke und zentral je einem Paar den Torus aufsitzen mit seinen Zahnpapillen. Je 2 Mundeckstücke stoßen interrational nahe am proximalen Ende zusammen und bilden dort ein Gelenk, vor dem ein kleiner Muskel zieht (in Fig. 11b sichtbar). Weiter peripherewärts werden



die Mundeckstücke sowohl durch große radiale wie auch interradiale Muskeln verbunden. Nahe den Radien weisen die Mundeckstücke kleine Vorsprünge auf, welche die große Schuppe für den in der Nische sitzenden dorsalen Mundtentakel tragen. Letzterer ist im gewöhnlichen Licht schwach sichtbar. Im polarisierten Licht tritt die Zusammensetzung der Mundeckstücke aus 2 scharf getrennten Teilen eklatant hervor, da es sich um einen dicken Schliff handelt; in dem die verschiedene Lichtdurchlässigkeit bei den Skeletteilen je nach der Lage der optischen Achse bemerkbar wird, so ist die Zusammensetzung auch schon im gewöhnlichen Licht deutlich.

Fig. 12. Armstückchen von *Antedon mediterranea* von der Nähe des Armes. Totalpräparat. Die einzelnen Brachialia geben abwechselnd rechts und links eine Pinnula ab. In der Mitte liegt eine Syzygie; das proximal von derselben gelegene Hypozygale trägt keine Pinnula. Diese fehlende Pinnula ist aber nicht einfach ausgefallen, denn sonst müßte diejenige des proximal folgenden Gliedes an derselben Seite stehen wie die des Epizygale. Die Pinnulastellung ist also so, als ob das Hypozygale kein selbständiges Brachiale wäre; daß das doch der Fall ist, beweist uns die Photographie im polarisierten Licht, auf der die selbständige Auslöschung hervortritt. Bemerkenswert ist auch die selbständige Auslöschung der Gelenkstückchen der Pinnulae und das deutliche Hervortreten ihrer Saumplättchen. Im übrigen erkennt man, daß im allgemeinen die Glieder der Arme und jeder einzelnen Pinnula ungefähr gleiche Auslöschung zeigen. Optische Achse und Längsachse der Arme fallen ungefähr zusammen.

Fig. 13. Arm von *Antedon eschrichti* ungefähr frontal geschliffen. WINKEL, Luminar 34 mm. Vergr. bei Fig. 13a 13,9, bei Fig. 13b 13,5:1. Das Armstück liegt weiter proximal und die einzelnen Glieder haben Keilform angenommen. Dasselbe gilt von dem Syzygialgliedpaar, das durch kleine dammartige Erhebungen der Grenzflächen zusammengehalten wird. Obwohl sich das Paar wie ein durch einen Spalt geteiltes Einzelglied ausnimmt, beweist uns die getrennte Auslöschung des Hypozygale seine Natur als selbständiges Brachiale (Fig. 13b).

Fig. 14. Sagittaler Armschliff durch einen proximalen Armteil von *Antedon eschrichti*. WINKEL, Luminar 34 mm. Vergr. der Aufnahme im gewöhnlichen Licht Fig. 14a 19,3 : 1, bei Fig. 14b 18,8 : 1 (polarisiertes Licht). Man sieht ein gewöhnliches Brachiale und ein Syzygialgliedpaar sowie das Gelenk (mit Unregelmäßigkeiten der Auslöschung). Das Syzygialpaar ist nicht größer als ein Einzelglied. Die eine Hälfte ist aber vollkommen dunkel, während die andere halb hell erscheint. Die Achsenlage und die Entwicklung von Epi- und Hypozygale muß also selbständig sein.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes.

Von

Th. v. Wasielewski und Alfred Kühn  
(Heidelberg) (Freiburg i. Br.).

Mit Tafel 15–17 und 8 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	254
1. Kapitel. Die Systematik der Amöben und die Stellung der unter- suchten Formen . . . . .	256
2. Kapitel. Methodik . . . . .	261
A. Materialgewinnung und Kultur . . . . .	261
B. Fixierung und Färbung . . . . .	265
3. Kapitel. Kernbau und Kernteilung von <i>Vahlkampfia bistadialis</i> PUSCHKAREW und <i>Vahlkampfia mutabilis</i> n. sp. . . . .	268
A. <i>Vahlkampfia bistadialis</i> PUSCHKAREW . . . . .	268
a) Der Ruhekerne . . . . .	268
b) Kernteilung . . . . .	273
c) Die Gestalt des Zelleibes bei der Kernteilung . . . . .	282
B. <i>Vahlkampfia mutabilis</i> n. sp. . . . .	283
a) Der Ruhekerne . . . . .	283
b) Kernteilung . . . . .	285
4. Kapitel. Die Kernteilung in der Gattung <i>Vahlkampfia</i> . . . . .	287
A. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Kernteilung von <i>V. bistadialis</i> und <i>V. mutabilis</i> . . . . .	287
B. Die Teilungserscheinungen bei anderen Vahlkampfen . . . . .	291

5. Kapitel. Über die Kernkonstitution der Limaxamöben ( <i>Vahlkampfia</i> ): „Chromatin“ und „Achromatin“ im Amöbenkern. .	306
Schluß . . . . .	318

### Einleitung.

In den letzten Jahren haben sich zahlreiche Forscher mit dem feineren Bau und der Entwicklung von Amöben beschäftigt. Besonders die Kenntnis der Kernteilungsvorgänge erwies sich als wichtig für die verschiedensten Forschungszweige. Zunächst ist die Amöbensystematik auf die Kenntnis der Kernteilungsvorgänge angewiesen. Fortbewegungsart, Gestalt, Größe, Bläschenreichtum des Plasmas und andere Merkmale des Zellkörpers können unter dem Einfluß äußerer Bedingungen wechseln. Sehr bezeichnend aber scheinen nach allen eingehenderen neueren Untersuchungen der Bau und die Teilungsweise des Kernes zu sein.

Auch für die allgemeine Zellenlehre ist das Verhalten der Amöbenkerne wichtig. Man hat in den letzten Jahren bei Amöben eine große Zahl ganz verschiedener Kernteilungstypen beschrieben, und so erscheint es möglich, aus einer eingehenden vergleichenden Untersuchung der Teilung dieser einfachen Einzelligen ein Urteil darüber zu gewinnen, was für die Kernstruktur überhaupt und im besonderen für den Kernteilungsvorgang von wesentlicher Bedeutung ist.

Das „Chromatin“ des Kernes wird in ganz verschiedenen Bestandteilen der Amöbenkerne gesucht; bald soll es allein im Binnenkörper, bald allein im Außenkern, bald in beiden enthalten sein. Neben ausgesprochenen Amitosen, in denen alle Kernbestandteile sich zerschnüren, ohne eine bestimmte Teilungsstruktur anzunehmen, werden Mitosen beschrieben, die durchaus an Verhältnisse gemahnen, die in den Körperzellen von Vielzelligen herrschen. In manchen Fällen fand man echte, individualisierte Chromosomen, die in bestimmter Zahl vorhanden sind und sich ganz wie Metazoenchromosomen verhalten. So verspricht das Studium der Amöbenteilungen einen Aufschluß über das Verhältnis von Mitose und Amitose, vielleicht über die Herleitung der charakteristischen Teilungsstruktur des Chromatins im Metazoenkern, der Chromosomen. Je wichtiger die Probleme sind, die sich an die Amöbenteilung anknüpfen, desto zuverlässiger müssen auch die Beobachtungen sein, die wir theoretisch verwerten. Ein reiches Material muß mit den verschieden-

artigsten Methoden bearbeitet werden, damit zunächst einmal die bei den einzelnen Arten sich abspielenden Vorgänge mit Sicherheit bekannt werden.

Da ist nun von großem Vorteil, daß die moderne, nach dem Muster der Bacteriologie entwickelte Technik der Amöbenzucht über die früher so fühlbare Materialschwierigkeit hinweghilft. Auch für den Parasitologen ist das Studium des feineren Baues der Amöben sehr wichtig. Häufig kommen an den Orten, wo man parasitische Amöben vermutet, auch Wanderzellen vor, die dem Wirtskörper selbst angehören und in ihrer oberflächlichen Erscheinung Amöben ähneln. Um mit Sicherheit die Parasiten von Gewebsbestandteilen zu unterscheiden, sind cytologische Merkmale erforderlich, die sich mit entsprechender Technik darstellen lassen.

Aus diesem in erster Linie medizinischen Interesse wurden in der parasitologischen Abteilung des Instituts für Krebsforschung seit Jahren die Methoden der Amöbenzucht und der Darstellung der feineren Strukturen der Amöben geübt. Als leicht zu beschaffendes und leicht zu handhabendes Material wurden besonders Amöben aus Stroh- und Lohenaufgüssen gezüchtet. Die Beobachtung dieser Formen in Reinkulturen (gemischten Reinkulturen mit Bakterien) ergaben eine Reihe neuer morphologischer und biologischer Tatsachen, über die der eine von uns gemeinsam mit HIRSCHFELD schon früher kurz berichtete (v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD, 1909, 1910; v. WASIELEWSKI, 1911). Dabei wurden auch einige Angaben über die Kernteilungserscheinungen gemacht; doch lag ein näheres Eingehen auf diese cytologischen Verhältnisse nicht im Plane der damaligen Arbeiten.

Da nun von diesen Kulturamöben sich leicht Tausende von Teilungsstadien erhalten lassen und eine erprobte und inzwischen noch weiter entwickelte Technik ihre Untersuchung mit verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmethoden ermöglicht, beschlossen wir, gemeinsam die Kernteilung von zwei Formen genau zu bearbeiten. Zu unserer Untersuchung standen uns auch die Präparate von Herrn Dr. HIRSCHFELD zur Verfügung, wodurch wir in den Stand gesetzt waren, zu verschiedener Zeit aus verschiedenen Aufgüssen isolierte Amöbenstämme zu vergleichen.

## 1. Kapitel. Die Systematik der Amöben und die Stellung der untersuchten Formen.

Als Typus der Gattung *Amoeba* EHRENBERG (1830) kann am ehesten *Amoeba proteus* PALLAS gelten. Sicherlich sind die anderen als *Amoeba* beschriebenen Arten von Wurzelfüßlern nicht alle gleichmäßig nahe mit dieser typischen Form verwandt. Wenn es auch heute noch schwer ist, die ganze Formenmannigfaltigkeit in Gattungen zu gruppieren, so schließen sich doch einige Formen schon jetzt zu engeren Verwandtschaftskreisen zusammen. Unter ihnen sind die „Limaxamöben“ am genauesten bekannt, kleine Arten ohne derbe Pellicula, die alle der *Amoeba limax* DUJARDIN (1841) ähnlich sind. Für diese Gruppe der Limaxamöben haben CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE (1912) den neuen Gattungsnamen *Vahlkampfia* vorgeschlagen, der von mehreren neueren Autoren angenommen wurde [so von ALEXEIEFF, 1912c, der damit seinen neuen Namen *Nägleria* (ALEXEIEFF, 1912b) für die Gruppe aufgab, HARTMANN, 1913 u. A.].

Die Abgrenzung der Gattung für Amöben vom *limax*-Typus fiel allerdings bei den verschiedenen Autoren verschieden aus. CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE führen als Arten, die in die Gattung zu ziehen sind auf: *Amoeba limax* DUJ. emend. VAHLKAMPF (1904), *Amoeba poeodophora* CAULLERY (1906), *A. froschi* HARTMANN (1907, NÄGLER, 1909), *A. spinifera* NÄGLER (1909), *A. diplomitotica* ARAGÃO (1909), *A. mucicola* CHATTON (1910a), *A. hartmanni* NÄGLER (1911), *A. punctata* DANGEARD (1910), und die „Strohamöbe“ von V. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD (1909, 1910). Nach Amöbenform und Kernteilung gehören hierher *A. diploidea* HARTMANN et NÄGLER (1908) (?), *A. lacustris* NÄGLER, *A. tachypodia* GLÄSER (1912) und *Vahlkampfia* sp. No. I WHERRY (1913).

Von einigen dieser Formen wurde in neuester Zeit bekannt, daß sie sich unter gewissen Bedingungen in ein Flagellatenstadium umwandeln können. Dieses ist in seinem Bau nicht minder charakteristisch als die Kriechform der Amöben. Die geißeltragende Schwimmform ist walzenförmig oder länglich birnförmig, sie besitzt 2 Geißeln am Vorderende, von denen die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet ist und nachschleppt, manchmal schmiegt sich diese dem Körper dicht an. Der Kern liegt am Vorderende, unmittelbar hinter der Geißelursprungsstelle, die kontraktile Vacuole findet sich stets am Hinterende des Körpers.

Zum erstenmal hat SCHARDINGER (1899) die Umwandlung einer geißellosen Amöbe in ein Flagellatenstadium an einer Form nachgewiesen, die er aus diarrhöischem Menschenstuhl isolierte. Er nannte sie *Amoeba gruberi* und beschrieb auch ihre Cystenbildung genau. Dann haben v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD die Umwandlung von 2 Amöben der Limaxgruppe in geißeltragende Schwimmformen beobachtet und 1908 beiläufig erwähnt, 1910 ausführlich deren Aussehen und die Bedingungen geschildert, unter denen die Umwandlung eintritt. Später wies ALEXEIEFF (1912a, 1912b) die Flagellatenstadien bei 2 ganz charakteristischen Vertretern der Limaxamöbengruppe nach: bei *Amoeba limax* und *Amoeba punctata* DANGEARD. Letztere fällt nach ALEXEIEFF (1912d) zusammen mit der *Amoeba gruberi* von SCHARDINGER, der die charakteristische Cystenform, die zum Namen „punctata“ Anlaß gab, bereits beschrieben hat. 1913 beschrieb dann PUSCHKAREW, ohne diese vorangegangenen Arbeiten zu kennen, als *Dimastigamoeba bistadialis* eine Form, deren Dauerzustände aus der Luft aufgefangen wurden; sie ist augenscheinlich mit der „Strohamöbe I“ (v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD) identisch. Sicher gehört auch in diese Gruppe *Trimastigamoeba philippinensis*, die WHITMORE (1911) als eine Amöbe mit 3 geißeligem Flagellatenstadium beschrieb. ALEXEIEFF (1912c) vermutet, daß hier ein Beobachtungsfehler vorliege und auch hier die Schwimmform nur 2 Geißeln besitzt, so daß sie sich ohne weiteres mit den vorher erwähnten Formen in einer Gattung vereinigen läßt.

Da nun eine Reihe von Limaxamöbenformen mit Geißelstadien bekannt sind, scheint das Merkmal vielfach, wenn nicht ganz allgemein (ALEXEIEFF, 1912c, p. 59/60), in der Gruppe verbreitet zu sein. Immerhin schlägt G. N. CALKINS (1912, zit. bei WHERRY, 1913) vor, zunächst ALEXEIEFF's Genusbezeichnung *Nögleria* noch beizubehalten für die Formen, bei denen die Bildung von geißeltragenden Schwimmformen nachgewiesen ist, und den Namen *Vahlkampfia* vorläufig nur auf den Rest der Limaxgruppe zu beschränken. Noch viel weiter zieht HARTMANN (1913) diese beiden Gruppen von Formen auseinander: das Vorhandensein eines geißeltragenden Stadiums hält ihn ab, die betreffenden Formen in der Ordnung der Amöbina zu lassen, ja er sieht sich sogar veranlaßt, die „Strohamöben“ und ihre nahen Verwandten, die in einen begeißelten Zustand übergehen können, zu den Flagellaten, und zwar in die Ordnung der Rhizomastigina (BÜTSCHLI) zu stellen, und hat für sie eine neue Gattung *Wasielewskia* vorgeschlagen. Er muß allerdings zugeben, daß sie im

Amöbenzustand nicht von Vahlkampfen zu unterscheiden sind und daß auch ihre Kernteilung mit der bei jenen üblichen übereinstimmt. Uns erscheint, wie auch ALEXEIEFF, eine solche Trennung verfehlt, aber auch die Gattungstrennung im Sinne von CALKINS unangebracht.

ALEXEIEFF (1912c u. d.) ist nun neuerdings dafür eingetreten, daß die Gattung *Vahlkampfia* CHATTON mit der älteren *Dimastigamoeba* BLOCHMANN zusammenfalle, indem er in *Dimastigamoeba* (z. T. = *Dimorpha* GRUBER, 1881; vgl. KLEBS, 1893) nichts anderes sieht als „das Flagellatenstadium einer Amöbe aus der Limaxgruppe“ (1912c, p. 154). Die Gattung *Dimastigamoeba* würde damit aus der Gruppe der Rhizomastiginen ausscheiden und zu den Amöbinen übertreten. Uns erscheint diese Vermutung auch recht wahrscheinlich; doch kann eine sichere Entscheidung darüber noch nicht gefällt werden, da die cytologischen Verhältnisse der Arten, die für die BLOCHMANN'sche *Dimastigamoeba* typisch sind, durchaus nicht klar liegen. So ziehen wir es zunächst vor, den Gattungsnamen *Vahlkampfia* zu benutzen.

Das Verhältnis von Limaxamöben mit Geißelstadien zu den Rhizomastiginen (mit den Gattungen *Mastigamoeba* F. E. SCHULZE, *Mastigina* FRENZEL, *Mastigella* FRENZEL) hat ALEXEIEFF (1912c, p. 153) besprochen. Die Rhizomastiginen zeichnen sich durch den Besitz einer Geißel während ihres ganzen Lebens aus; das unterscheidet sie sehr von den Limaxamöben, bei denen das Flagellatenstadium nur unter bestimmten Umständen auftritt und rasch vorübergeht, während das Amöbenstadium lange andauert und sich lebhaft fortpflanzt. „Par conséquent, les Mastigamibes sont des Protozoaires Flagellés qui tout en possédant les propriétés de métabolisme du corps (déformations amiboïdes: émission de pseudopodes) présentent des flagelles persistants; d'autre part, les Amibes sont des Rhizopodes, leurs flagelles sont temporaires et n'apparaissent que rarement“ (p. 153).

Auf der einen Seite stehen also Amöben mit einem begeißelten Schwimmstadium (*Vahlkampfia*, = *Dimastigamoeba*?), auf der anderen Flagellaten (Rhizomastiginen), die auch ein Amöbenmerkmal aufweisen, aber während der ganzen Zeit ihres unencystierten Lebens begeißelt sind.

Stellen wir die Merkmale der Limaxamöben nach den Untersuchungen von VAHLKAMPF, NÄGLER, V. WASIELEWSKI U. HIRSCHFELD, CHATTON U. LALUNG-BONNAIRE, ALEXEIEFF, GLÄSER U. A. zusammen,

so erhalten wir folgende Charakteristik der Gattung *Vahlkampfia*:

Kleine Amöben, die sich fließend mit einem großen Pseudopodium (Bandform) oder mit mehreren kurzen plumpen Pseudopodien fortbewegen; Ectoplasma und Endoplasma deutlich zu unterscheiden; Körperoberfläche nackt; eine kontraktile Vacuole; Kern mit großem Binnenkörper und chromatinhaltiger Kernrandschicht (Außenkern); Kernteilung: „Promitose“, hantelförmige Durchschnürung des Binnenkörpers liefert 2 starke Polkörper (Polkappen), zwischen diesen bildet sich eine Äquatorialplatte aus dem Chromatin des Außenkernes (v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD, ARAGÃO, CHATTON u. LALUNGBONNAIRE, ALEXEIEFF, GLÄSER) oder aus Chromatin des Binnenkörpers (VAHLKAMPF, NÄGLER) oder auch aus beiden (ALEXEIEFF); während die Tochterplatten nach den Polen rücken, bildet sich zwischen den Polkappen ein „Zwischenkörper“ aus, der als Faden mit angeschwollenen Endstücken die Tochterkerne bis zum Schluß der Teilung verbindet; er entstammt nach der Angabe aller Autoren außer v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD dem Chromatin der Äquatorialplatte; Dauercysten; geschlechtliche Vorgänge sind unbekannt;<sup>1)</sup> Flagellatenstadien mit 2 Geißeln, ihr Kern ist unmittelbar hinter dem Geißelursprungsort am Körpervorderende gelegen, die kontraktile Vacuole am Hinterende; Vermehrung nur im Amöbenstadium.

In dieser sonst einheitlichen Gattungsbestimmung sind die Angaben über den Teilungsverlauf noch recht widersprechend. Es wird Aufgabe dieser Arbeit sein, die Angaben der Autoren auf Grund des Studiums von 2 *Limax*-formen kritisch zu prüfen und zu versuchen, auch hierin zu einer einheitlichen Charakteristik der Gattung zu gelangen.

Es kann kaum zweifelhaft sein, daß nicht alle oben aufgeführten Formen selbständige Arten darstellen. Mag es sich nun um „Varietäten“ handeln (vgl. GLÄSER, 1912, p. 65) oder mag die Verschiedenheit der Angaben der Autoren auf besonderen Untersuchungsbedingungen (Natur des Mediums, Ernährungszustand der Formen usw.) oder auf der verschiedenen Untersuchungstechnik beruhen, jedenfalls dürfen wir erwarten, daß in Zukunft eine Verriegerung der heutigen „Species“ von *Vahlkampfia* eintritt.

---

1) Ob *Amoeba diploidea* HARTMANN u. NÄGLER (1908) in die Gattung gehört, ist fraglich; hier ist Copulation zweier gleichgroßer Amöben in einer Cyste beschrieben.



Von den beiden von v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD aufgefundenen und reingezüchteten Arten gehört offenbar die eine in nächste Nähe der *Vahlkampfia limax*; wir halten sie für identisch mit *Vahlkampfia (Dimastigamoeba) bistadialis* PUSCHKAREW. Die andere Art scheint neu zu sein.

Wir lassen die kurzen Charakteristiken beider Arten folgen.

*Vahlkampfia (Dimastigamoeba?) bistadialis* PUSCHKAREW (= „Strohamöbe I“ v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD).

Kriechformen: *limax*-ähnlich, Ectoplasma und Endoplasma deutlich getrennt, fließen in einer Richtung mit einem großen lap-pigen Pseudopodium oder mit mehreren plumpen Pseudopodien. An der Oberfläche der plumpen Pseudopodien oder der abgerundeten Amöbe können sehr kleine spitze Pseudopodien auftreten. Größe: 8—50  $\mu$  im längsten Durchmesser. Kern: kuglig, 3—6  $\mu$  Durchmesser, bestehend aus Außenkern (Kernrandschicht) von 0,5—1,5  $\mu$  Breite und Binnenkörper. Kernteilung: Promitose, hantelförmige Durchteilung des Binnenkörpers, Äquatorialplatte aus Außenkernsubstanz. Kontraktile Vacuole.

Schwimmformen: mit 2 Geißeln am Vorderende, die eine nach vorn gerichtet, die andere an den Körper angelegt (im Leben oft schwer sichtbar), Körperform walzenförmig, 10—20  $\mu$  lang, Kern am Vorderende gelegen, unmittelbar hinter der Geißelursprungsstelle, Basalapparat der Geißel vielleicht mit dem Kern verbunden. Kontraktile Vacuole am hinteren Körperende. Bewegung unter Längsdrehung.

Dauerformen: Kuglige Cysten mit glatter Hülle, keine Kernveränderungen in der Cyste beobachtet, Ausschlüpfen von einkernigen Kriechformen.

*Vahlkampfia mutabilis* n. sp. („Lohamöbe“ v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD).

Kriechformen: Ectoplasma und Endoplasma deutlich getrennt, plumpe Pseudopodien in größerer Zahl, auch wenn die Kriechrichtung geradlinig, werden an den Seiten wellenförmige Vorsprünge gebildet, einfache Bandform selten. Größe des Plasmakörpers: 25—60  $\mu$  im größten Durchmesser. Kern: kuglig, 4—8  $\mu$  Durchmesser, Außenkern mit einem (1—2  $\mu$  großen) Randkörper, Binnenkörper. Kernteilung: Promitose, hantelförmige Durchteilung des Binnenkörpers, Äquatorialplatte aus Außenkernmasse, der Randkörper stellt sich mit in die Äquatorialplatte ein und teilt sich mit. Kontraktile Vacuole.

**Schwimmformen.** Mit 2 Geißeln am Vorderende des walzenförmigen Körpers, Kern (von gleicher Struktur wie in den Kriechformen) nahe an der Geißelursprungstelle gelegen. Kontraktile Vacuole am hinteren Körperende.

**Dauerformen.** Wie bei *V. bistadialis*, doch an der Kernstruktur (Randkörper) leicht zu erkennen.

## 2. Kapitel. Methodik.

### A. Materialgewinnung und Kultur.

Über die Technik der Amöbenuntersuchung, die in der parasitologischen Abteilung des Instituts für Krebsforschung in Heidelberg in den letzten Jahren angewandt wurde, ist schon mehrfach berichtet worden (v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD, 1909, 1910; v. WASIELEWSKI, 1911; WÜLKER, 1911; PUSCHKAREW, 1911). Hier sei noch einmal kurz das Verfahren geschildert, mit dem das uns vorliegende Amöbenmaterial und die Präparate gewonnen wurden.

*Vahlkampfia bistadialis* ist aus Stroh der Heidelberger und Freiburger Umgebung sehr häufig, fast regelmäßig, zu erhalten. Man übergießt in einem großen Glaszylinder etwa 20 g Stroh mit 1 l abgekochten Leitungswassers, deckt das Gefäß mit einem Glasdeckel zu, um das Hineinfallen von Luftkeimen zu verhindern, und läßt es stehen, bis sich eine Kahmlaut gebildet hat. Entnimmt man dann von dieser eine kleine Probe, so finden sich fast immer diese „Stroh-amöben“ unter den Bakterien.

Die zweite hier behandelte Form, *Vahlkampfia mutabilis* n. sp., wurde von v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD aus Lohinfusen isoliert, aus Aufgüssen sogenannter „Lohkäse“, der gepreßten und getrockneten Rückstände der Gerberlohe mit gekochtem Leitungswasser.

Beide Arten lassen sich leicht gesondert von anderen Protozoen züchten, in einer „gemischten Reinkultur“ („culture pure mixte“ MOUTON) oder „bakteriellen Amöbenkultur“ (FROSCH, 1897). Besonders die Vorschriften von MOUTON (1902) bewährten sich sehr gut und wurden von uns zum Schluß ausschließlich befolgt. Eine genaue und kritische Zusammenstellung der übrigen Methoden der Amöbenzüchtung findet man in der älteren Arbeit von VAHLKAMPF und in dem ausführlichen Referat von WÜLKER.

Als fester Nährboden diene „Amöbenagar“: Agar-Agar 20,0,

Rindfleischbouillon 100, destilliertes Wasser 900. Der verhältnismäßig hohe Agargehalt wird von diesen Amöben gut ertragen und macht die Handhabung der Kultur leichter; besonders für die Fixierung von Teilen der Kultur in der nachher zu beschreibenden Weise ist er schwächeren Lösungen vorzuziehen. Die Reaktion muß neutral oder schwach alkalisch sein. Gegen Säure sind die Amöben sehr empfindlich, während ein Überschuß von Alkali verhältnismäßig gut ertragen wird. Noch bei einem Zusatz von 10 % n-Sodalösung wachsen die Amöben leidlich.

Um das Amöbenmaterial anzureichern, streicht man mit einer Platinöse eine Spur der frisch gebildeten Kahlhaut der Aufgüsse auf einer Agarplatte aus. Auf diese Weise erhält man eine Mischkultur, in der verschiedene Bakterien, Amöben, Flagellaten, manchmal auch Ciliaten nebeneinander vorkommen können. Um eine bakterielle Amöbenreinkultur zu erhalten, werden nun ausgehend von diesem Material die Amöben mehrere Generationen hindurch auf Platten übertragen, die mit einer Reinkultur der als Futterbakterien verwandten Bakterienart vorgeimpft sind. Bevor man die Amöben nachimpft, läßt man den Bakterien ein paar Stunden Zeit zur Entwicklung. Vorwiegend wurden Stäbchen der Fluorescensgruppe oder *Bacterium coli* verwandt. Die Bakterien werden nach Mouton's Vorschrift in 6—8 radiären Strichen von der Mitte der Platte nach der Peripherie zu aufgetragen. In der Mitte stoßen die Impfstriche nicht zusammen, sondern lassen einen Kreis von ungefähr 1 cm Durchmesser frei. In diesen wird dann von einer Mischkultur amöbenhaltiges Material übertragen. Die Amöben beginnen alsbald sich auszubreiten und erreichen, wohl durch chemische Reize angezogen, die Bakterienstreifen. Da ihnen hier reichliche Nahrung zur Verfügung steht, vermehren sie sich ungemein stark und wandern längs der Bakterienrasen zum Plattenrande. Die ihnen ursprünglich anhaftenden Bakterien und anderen aus dem Aufguß stammenden Verunreinigungen, die sich weniger rasch ausbreiten, bleiben hinter den Amöben zurück. Allmählich wandern die Amöbenmassen von den Bakterienstreifen aus in die Zwischenräume zwischen den Impfstrichen hinein. Diese Wanderung geschieht entweder in aufgelockerten Scharen, wobei die einzelnen vorrückenden Amöben lebhaft Pseudopodien bilden, oder aber es schiebt sich eine dichte Amöbenmasse vor, in der Zelle an Zelle, wie in einem Plattenepithel, gelagert ist (Textfig. A u. B). Auch in diesem Falle sind die eng gedrängt wandernden Amöben in steter Formveränderung begriffen,

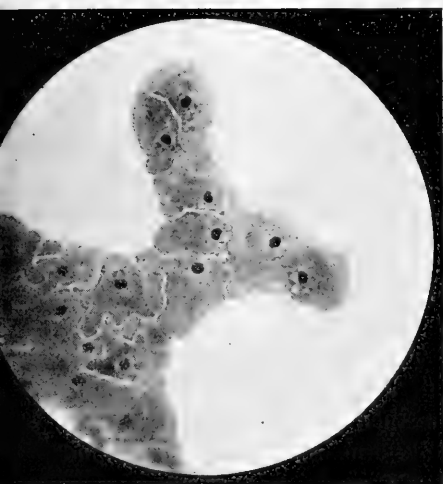


Fig. A.

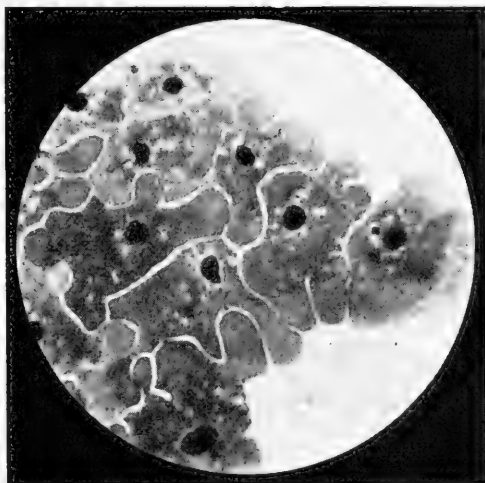


Fig. B.

Mikrophotogramme von Agarpräparaten von *Vahlkampfia bistadialis*; Osmium-Fixierung, ROMANOWSKY-Färbung. Stellen vom Rande der Amöbenkultur, Ausläufer des Amöbenrasens. Fig. A. Aufnahme bei 500facher Vergrößerung; Reproduktion auf  $\frac{3}{4}$  verkleinert. Fig. B. Aufnahme bei 1000facher Vergrößerung; Reproduktion auf  $\frac{3}{4}$  verkleinert.

schieben sich aneinander und zwischeneinander vorbei, passen sich in der Form aneinander an, verschmelzen aber niemals miteinander. Die Textabbildungen A und B zeigen in Mikrophotogrammen von Abklatschpräparaten solche Ausläufer der Amöbenkolonien nach den anfangs bakterienfreien Bezirken der Agarplatte. Ob diese Ausbreitung der Amöben auf der Agarplatte erfolgt ist, erkennt man schon mit bloßem Auge: der dünne, undurchsichtige Bakterienstreifen umgibt sich mit zarten, bis 3 mm breiten Säumen, welche fast ausschließlich flach ausgebreitete, meist auch in lebhafter Teilung begriffene Amöben enthalten, während die Bakterien hier spärlich vorhanden sind. Schließlich erfüllt sich der ganze Raum zwischen den Radien mit einem gleichmäßigen, verhältnismäßig bakterienarmen Amöbenrasen, der sich besonders gut zur mikroskopischen Beobachtung der Amöben, zur Anfertigung von Abklatschpräparaten und zur Weiterimpfung eignet.

Wenn man in dieser Weise mehrmals hintereinander von den Amöben, die am weitesten von der Impfstelle weggewandert sind, auf mit Reinkulturen vorgeimpfte Futterbakterienplatten überträgt,

kann man allmählich die Amöben völlig frei von allen anderen Protozoen auf einer Bakterienreinkultur halten.

Wie die meisten Amöben, bilden auch die beiden von uns untersuchten Arten Dauercysten. Sie treten stets in der Mitte der Platte, am Ausgangspunkt der Amöbenausbreitung, zuerst auf, dann allmählich längs der Bakterienimpfstriche nach dem Plattenrande zu und so immer weiter auch in den zwischen den Radien liegenden Teilen, jeweils eine gewisse Zeit nachdem das Stück der Platte von den Amöben besiedelt wurde. Die Cystenbildung wird offenbar hauptsächlich durch das zunehmende Wachstum der Bakterien hervorgerufen, das durch Anhäufung von Stoffwechselprodukten eine Änderung des Mediums, in dem die Amöben leben, mit sich bringt. Weiterhin begünstigt auch die allmähliche Austrocknung des Nährbodens die Einkapselung. Im allgemeinen hat die Amöbenkultur 2—4 Tage nach der Impfung ihre volle Ausbreitung erreicht, und nach 8—10 Tagen findet man nur noch Cysten auf der Platte vor.

Durch die geschilderte Methode lassen sich die Amöben leicht von allen anderen Protozoen sondern; doch kann man damit möglicherweise eine Mischkultur von mehreren Amöbenarten erhalten, obschon dies nach mehrmaliger Übertragung nicht sehr wahrscheinlich ist. Um mit Sicherheit nur einen einzigen Amöbenstamm zu züchten, werden einzelne Cysten isoliert und allein in die Mitte der radiären Bakterienstreifen gebracht. Da die Cystenhüllen ein sehr starkes Lichtbrechungsvermögen besitzen, läßt sich auch mit schwacher Vergrößerung prüfen, ob die Übertragung eines einzigen Individuums aus einer Cystenaufschwemmung gelungen ist. Sobald eine solche ideale Amöbenmischkultur aus einem einheitlichen Amöbenstamm und einer Bakterienart erreicht ist, kann diese durch Weiterimpfen auf Platten oder Agarröhrchen weitergezüchtet werden, wobei man auch weiterhin zweckmäßigerweise Bakterien aus Reinulturen vorher auf den Agar bringt.

Die großen PETRI- oder DRIGALSKI-Schalen werden bei häufiger Besichtigung und Materialentnahme leicht durch Luftkeime verunreinigt, außerdem trocknen sie leicht aus, wenn man sie nicht in einer feuchten Kammer aufbewahrt. So empfiehlt es sich, sofort nach Isolierung einer Amöbenart diese auch in Agarröhrchen auf schräg erstarter Agarschicht unter paraffiniertem Watteverschluß zu halten und sich so jederzeit das Ausgangsmaterial zu sichern.

# B. Fixierung und Färbung.

Für die Herstellung von Präparaten eignen sich am besten die zarten Amöbenrasen am Rande der Impfstreiche oder in den Zwischenräumen zwischen ihnen, da hier nicht eine Menge anlagernder Bakterien die Amöben verdecken. Von diesen Stellen schneidet man rechteckige Agarstücke (Textfig. Cb a) von 1—1,5 mm Seitenlänge heraus, bringt sie auf einen „Schalenobjektträger“ (HANSEN'schen Objektträger) und bedeckt sie vorsichtig mit einem sauberen Deckglas (d), ohne dieses anzudrücken (Textfig. C). Nach  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde haben sich fast alle Amöben an die Glasfläche angelegt und fahren fort

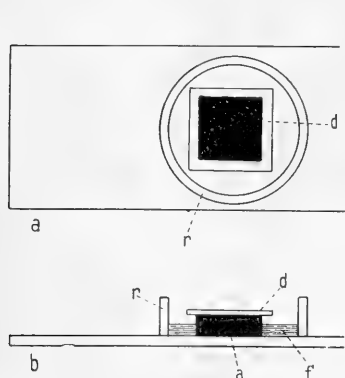


Fig. C.

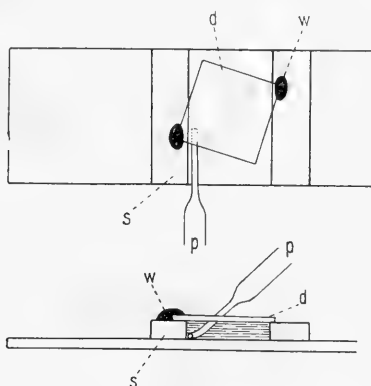


Fig. D.

Fig. C. „Schalenobjektträger“ zum Fixieren der Amöben auf Agarstückchen, a Ansicht von oben, b Ansicht von der Seite. Buchstabenerklärung im Text.

Fig. D. Anordnung des Deckglases mit den Amöben auf der „Brücke“ zum Differenzieren, a Ansicht von oben, b Ansicht von der Seite. Buchstabenerklärung im Text.

sich zu teilen und zu bewegen, wie man unter dem Mikroskop beobachten kann. Man tropft nun in den Ring (r) des Schalenobjektträgers die Fixierungsflüssigkeit (Textfig. Cb f) so weit, daß sie das Deckglas nicht berührt. Durch Diffusion dringt die Fixierungsflüssigkeit zur Agaroberfläche und damit zur Amöbenschicht und fixiert schonender und besser, als wenn man das Deckglas mit den daran haftenden Amöben erst von der Agarschicht abhebt und auf die Fixierungsflüssigkeit fallen läßt. Letzteres Verfahren hat verschiedene Nachteile: beim Abheben des Deckgläschens von der dünnen Flüssigkeitsschicht, die sich zwischen Agaroberfläche und Deckglas angesammelt hat, ziehen sich die Amöben infolge der Er-

schütterung und infolge der Luftereinwirkung zusammen; bei trockener Luft liegt die Gefahr beginnender Eintrocknung auch bei raschem Arbeiten nahe. GLÄSER (1912) macht gegen die Fixierung durch den Agar hindurch das Bedenken geltend, daß die Flüssigkeit dabei zunächst den stark wasserhaltigen Agar durchdringen muß, ehe sie zu den Amöben gelangt, und daher in stark verdünntem Zustande einwirke und die Tiere nicht augenblicklich abtöte. In der Tat ist aber die Diffusionsgeschwindigkeit der Fixierungsmittel durch den Agar eine so bedeutende, daß die Amöben in einer natürlich kriechenden, am Glas flach ausgebreiteten Stellung vom Fixierungsmittel überrascht und sofort getötet werden. Die Textfiguren A und B zeigen in Microphotogrammen die äußerst lebensgetreue Erhaltung der Amöben durch diese Fixierungsweise. Die Körper der einzelnen Amöben stoßen wie im Leben dicht aneinander und sind nur durch winzigste Schrumpfungslücken voneinander getrennt. Als besonderer Vorteil dieser Methode ist hervorzuheben, daß man die Amöben vor und während der Fixierung beobachten, ja bestimmte Amöbengruppen im Leben wie nach dem Tode markieren und für besondere Untersuchung vormerken kann.

Besonders gut bewährten sich als Fixierungsmittel Sublimat-Alkohol (nach SCHAUDINN) und Osmiumsäure (2%ig). Osmiumsäure wird nach 5—10 Minuten durch 50%igen Alkohol ersetzt, in dem noch 30—60 Minuten lang gehärtet wird. Dann wird das Deckglas vom Agar abgehoben und mit Wasser abgespült. Mit Sublimat-Alkohol fixieren wir 1 Stunde, dann wird das Sublimat zunächst mit 50%igem Alkohol ausgewaschen und der Rest durch Zusatz von Iodalkohol (1 ccm Iodtinktur auf 100 ccm 50%igen Alkohol) beseitigt; nach Entfärbung muß erneuert werden. Darauf folgt Auswaschen des Iod mit 50%igem Alkohol (30 Minuten). Will man die Sublimatalkohol-Präparate mit der ROMANOWSKI-Methode färben, so empfiehlt sich, nach dem Iodalkohol die Präparate nach GIEMSA's Vorgang (1909) mit Natriumthiosulfat zu behandeln. Erst jetzt wird das Deckglas vom Agar abgenommen und mit reichlichem Wasser abgespült.

Der größte Teil der gehärteten Amöben haftet nun so fest an der Glasfläche, daß sie der Abspülung unter dem Strahl der Wasserleitung widerstehen, der gleichzeitig die nur loser anhaftenden Bakterien zum großen Teil abreißt.

Nach beiden Fixierungsweisen lassen sich die verschiedensten Färbungen ausführen; wir haben hauptsächlich die ROMANOWSKY-

Methode (Methylenblau-Methylenazur-Eosin-Färbung) und die Eisenhämatoxylin-Färbung angewandt, die sich gegenseitig ergänzen.

Bei der Eisenhämatoxylin-Färbung wurde nach den Vorschriften HEIDENHAIN's verfahren: Beizung in Lösung I: 2,5%iger wässriger Lösung von Eisenammoniumalaun 6—12 Stunden; Färbung in Lösung II: Hämatoxylin 1,0 g, absoluter Alkohol 10 ccm, dest. Wasser 90 ccm; Differenzieren in Lösung I; Vorfärben oder Nachfärben mit Bordeaux-Rot.

Die ROMANOWSKY-Methode wurde in zweierlei Weise angewandt. Die älteren Präparate wurden nach dem Auswaschen in Wasser mit GIEMSA-Lösung (von Dr. GRÜBLER-Leipzig) 2—24 Stunden überfärbt und in destilliertem Wasser ausgewaschen und dann nach Bedarf in schwach angesäuertem Wasser unter mikroskopischer Kontrolle differenziert und dann nochmals mit destilliertem Wasser abgewaschen. Darauf wurden sie lufttrocken in Cedernholzöl eingeschlossen. Das Trocknen des bis zur Vollendung der Färbung feucht behandelten Abklatsches am Ende schadet der Struktur der Amöben in keiner Weise. Davon kann man sich überzeugen, wenn man die Präparate vor dem Trocknen im Wasser mit Immersion betrachtet, und auch der Vergleich dieser Präparate mit durchweg bis ans Ende feucht behandelten Präparaten zeigt die Zulässigkeit dieses Verfahrens.

Später wurden die Ausstriche meist nicht mehr mit angesäuertem Wasser differenziert und getrocknet, sondern nach dem Vorgang von SCHRIDDE (1905) und GIEMSA (1909 ff.) durch Aceton hindurch in Xylol und Canadabalsam oder besser Cedernholzöl gebracht. Das angewandte Verfahren sei hier noch einmal ganz kurz angegeben, da wir damit zuverlässig gute Färbungen erhielten, die für die Analyse der Kernbestandteile von hohem Werte sind.

1. Herstellen einer frischen verdünnten Farblösung unmittelbar vor dem Gebrauch in kleinen halbkuglig ausgeschliffenen Farbklotzchen: zu 2 ccm destillierten Wassers (Prüfen der neutralen Reaktion!) fügt man 2 Tropfen „Stammlösung“ („GIEMSA-Lösung“ von Dr. GRÜBLER, Leipzig); Umrühren mit einem gesäuberten Glasstab, bis gleichmäßige Durchmischung beider Flüssigkeiten eingetreten ist.

2. Einlegen je eines Deckglases in ein Farbschälchen mit der Objektseite nach unten.

3. Nach der ersten halben Stunde wird jedes Deckglas in ein



anderes Schälchen mit frisch bereiteter verdünnter Lösung übertragen.

4. Färbedauer 1 Stunde bis 24 Stunden, ev. mikroskopische Überwachung des Vorschreitens der Färbung.

5. Abspülen der Präparate mit Leitungswasser.

6. Hindurchführen durch folgende Reihe: (ev. reines Aceton — bei sehr starker Überfärbung) — Aceton 95 ccm + Xylol 5 ccm (Differenzierung) — Aceton 70 ccm + Xylol 30 ccm — reines Xylol.

7. Einbetten in absolut säurefreien Canadabalsam oder sicherer in Cedernholzöl.

Es ist zweckmäßig, die Differenzierung der überfärbten Präparate bei der HEIDENHAIN- und ROMANOWSKY-Methode unter dem Mikroskop bei starker Vergrößerung, unter Umständen mit Immersion, zu kontrollieren. Um Schädigung der Amöbenkörper durch Reiben des Deckglases am Objektträger zu vermeiden, legt man am besten die Deckgläser (Textfig. Da u. bd) auf eine „Brücke“, einen Objektträger mit 2 quer aufgeklebten Glasstreifen (s), auf denen 2 Ränder oder Ecken des Deckglases mit Wachs (w) festgekittet werden. Von der Seite wird die differenzierende Flüssigkeit mit einer Capillarpipette (p) zugesetzt und, nachdem der gewünschte Färbungsgrad eingetreten ist, abgesaugt und durch die nächste Flüssigkeit ersetzt. Die Durchführung durch die weiteren Stufen der Reihe findet am besten in kleinen Farbschälchen statt, die, gut zugedeckt, mit den verschiedenen Flüssigkeiten bereitgehalten werden.

### 3. Kapitel. Kernbau und Kernteilung von *Vahlkampfia bistadialis* PUSCHKAREW und *Vahlkampfia mutabilis* n. sp.

#### A. *Vahlkampfia bistadialis* PUSCHKAREW.

##### a) Der Ruhekern.

Im allgemeinen werden die Kerne der Vahlkampfiën als echte „Caryosomkerne“ mit „schwach ausgebildetem Außenkern“ einer „chromatinfreien oder chromatinarmen Kernsaftzone“ bezeichnet. Dieses Urteil baute sich in erster Linie auf die Darstellung der Kerne mit Hämatoxylinfärbungen auf, die um einen dunkel gefärbten, „chromatischen“ Binnenkörper eine „leere“ oder mit spärlichen färbbaren Körnchen durchsetzte Randschicht erscheinen ließen.

V. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD (1909, 1910) haben dagegen gezeigt, daß bei Anwendung der ROMANOWSKY-Färbung sich auch im Außenkern eine intensiv und typisch färbbare Substanz in bestimmter Anordnung nachweisen läßt.

Der Kern besitzt die Gestalt eines kugligen oder linsenförmig in der Kriechfläche des Körpers abgeplatteten Bläschens. Bei lebhafter Formveränderung der Zelle kann auch der Kern seine Gestalt ändern, wie man am lebenden Tier beobachten und auch im fixierten Präparat gelegentlich feststellen kann. Besonders wenn sich die Amöben in der Kultur so dicht zusammengedrängt bewegen, daß der Plasmakörper einzelner Tiere dabei eng eingeschnürt wird, kann der Kern ei- oder bandförmig werden. Sobald wieder mehr Plasma um den Kern zusammengeströmt ist, kehrt er jedoch wieder zur Kugelform zurück.

Im lebenden Tier erscheint der Kern als helles Bläschen, das sich nur durch seine Lichtbrechung von dem umgebenden Plasma abhebt, aber keine scharfe Einfassung erkennen läßt. Im Innern des Kernbläschens liegt eine glänzende Kugel, der Binnenkörper, der ringsum von einem gleichmäßig schmalen Rand (von  $0,5$ – $1,5 \mu$  Breite) umgeben ist. Der Binnenkörper sieht wie ein homogener Flüssigkeitstropfen aus, eine Hülle, die ihn von der Randschicht abgrenzte, ist nie zu sehen. Manchmal birgt er ein glänzendes winziges Kügelchen in seinem Innern. Auch er muß, wie die Kernrandschicht, eine zähflüssige Beschaffenheit haben; denn die Formveränderungen des ganzen Kernes übertragen sich auch auf den Binnenkörper, wenn auch in geringerem Maße. So scheint er zäher als die Randschicht zu sein. Die Kerngröße schwankt zwischen  $3$  und  $6 \mu$  Durchmesser, je nach der Größe des Zelleibes. Doch herrscht kein strenges Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße; dieses kann in recht weiten Grenzen, zwischen  $1:7$  und  $1:30$ , schwanken, und zwar ist in kleineren Zellen die Kernfläche verhältnismäßig viel größer als in mittleren und größeren Zellen.

In den Dauerpräparaten erhält man mit den verschiedenen Methoden durchaus übereinstimmende Aufschlüsse über die Anordnung der Kernbestandteile. Danach scheint der Bau des Kernes während des Wachstums der Amöben gleich zu bleiben, sobald die Tochterkerne einmal die Besonderheiten des Teilungskernes abgelegt haben. Irgendwelche grundsätzliche Veränderungen am Kern, die man etwa auf verschiedene physiologische Zustände der Zelle zurückführen könnte, treten nicht auf.

Am klarsten heben sich die Kernbestandteile nach ROMANOWSKY-Färbung voneinander ab: der Binnenkörper tritt als rein blau gefärbte Kugel hervor; die äußere Schicht legt sich darum als leuchtend rotviolett gefärbter Ring (Fig. 1—4). Diese „Kernrandschicht“ oder der „Außenkern“ ist fast niemals gleichmäßig gefärbt, sondern schließt helle Bläschen ein, die sich in ziemlich regelmäßigen, geringen Abständen in einem Kranz um den Binnenkörper lagern. Dadurch erhält die Kernrandschicht ein schaumiges Aussehen.

Diese Struktur läßt sich auch in Eisenhämatoxylin-Präparaten darstellen. Bei der Rückdifferenzierung gibt zwar die Kernrandschicht den schwarzen Farbstoff sehr leicht wieder ab, doch kann man auch hier bei vorsichtigem Differenzieren das Wabenwerk in grauem Ton vor der vollständigen Entfärbung sehen. Besser kommen die Alveolenwände heraus, wenn man eine Gegenfarbe (Bordeaux-Rot, Säurefuchsin) anwendet, die im Außenkern in entsprechender, wenn auch lange nicht so starker Weise gespeichert wird wie die Rot-Komponente des GIEMSA-Gemisches (Fig. 5).

Eine beachtenswerte Verschiedenheit macht sich zwischen den Sublimat-Alkohol- und den Osmium-Präparaten geltend. Die Breite der Kernrandschicht pflegt nach Fixierung mit Osmiumsäure im Verhältnis zum Binnenkörper geringer zu sein (Fig. 1) als nach Sublimatfixierung (Fig. 2—5). Außerdem ist das Gefüge der Kernrandschicht im ersten Falle dichter. Die hellen Bläschen erscheinen nur als kleine Lücken in der massigeren roten Substanz. In Sublimatpräparaten sind die größeren Bläschen durch schmalere, nach innen verlaufende Scheidewände voneinander getrennt, und im äußeren Umfang der Bläschen wölbt sich häufig die Kernrandschicht vor, so daß der Kern eine gewellte Oberfläche erhält (Fig. 2). Offenbar hat somit die Fällung der lebenden Substanz mit Sublimat und mit Osmiumsäure eine etwas verschiedene Wirkung. Bei der Sublimatfixierung scheint die Schrumpfung etwas beträchtlicher zu sein, wodurch allerdings die Unterscheidbarkeit der feineren Strukturen leichter wird. Doch entsprechen offenbar die Massenverhältnisse bei der Konservierung mit Osmiumsäure mehr den Verhältnissen im lebenden Kern, wo ebenfalls die Oberfläche glatt und die Breite der Kernrandschicht gering ist.

Zahlreiche Forscher haben die Bilder, welche an Metazoenzellen durch verschiedene Fällung entstehen, verglichen und beobachtet, daß einige Substanzen mehr Schrumpfung, andere mehr Quellung bewirken, so daß die Ergebnisse, die man auf den ver-

schiedenen Wegen erhält, sich gegenseitig ergänzen können. Es ist wünschenswert, daß auch bei Protozoenzellen mehr als bisher auf die Wirkung verschiedener Fixierungsmittel bei der Darstellung der feineren Strukturen geachtet und womöglich durch Vergleich mit dem lebenden Objekt ein Urteil über den Wert der betreffenden Fällungen gewonnen wird.

Eine vom Inhalt der Randschicht trennbare Kernhülle (Kernhaut) als äußerer Abschluß des Kernbläschens gegen das Plasma läßt sich in den ROMANOWSKY-Präparaten nicht erkennen. Eine eigentliche „Kernmembran“, wie sie den Kernsaft Raum der meisten Metazoenkerne abschließt, fehlt jedenfalls. Damit soll aber nicht geleugnet werden, daß eine feine Niederschlagsmembran die Kernrandschicht an der Oberfläche gegen das Plasma abgrenzt. In stark ausdifferenzierten Eisenhämatoxylin-Präparaten bleibt nach völliger Entfärbung der Kernrandschicht an der Grenze gegen das Plasma ein sehr feiner, scharfer Saum zurück, den man in diesem Sinne deuten könnte.

Ein Fixierungsfehler kann allerdings eine „derbe Kernmembran“ vortäuschen, der einzelne färbbare Brocken anliegen. Dieses Bild, das vielfach als typisch für Amöbenkerne beschrieben wurde, kommt durch mangelhafte Fixierung zustande, indem bei Schrumpfung der Kernrandmasse die feinen radspeichenartig nach innen laufenden Wände der Bläschen durchreißen. So scheint der Binnenkörper frei im Kernbläschen zu liegen; dieses ist außen von einem färbbaren Reif umgeben, von dem in Zwischenräumen färbbare Körner, die Reste der eingerissenen Wände, nach innen vorspringen. v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD (1910, p. 17) haben hierfür schematische Figuren gegeben. Besonders gewöhnliche Amöbenpräparate, die ohne Berücksichtigung der oben gegebenen Fixierungsvorschriften gemacht werden, enthalten häufig Amöben mit diesen unnatürlich veränderten Kernen.

Die „Außenkernmasse“, die rote Masse der Wabenwände, erscheint in der Methylenazurfarbe und mit Bordeaux-Rot von gleichmäßigem Gefüge, kornlos oder sehr feinkörnig (Fig. 1—5); gröbere Brocken, die die Farbe stärker als die Umgebung festhalten, sind bei guter Fixierung ganz selten.

Der Binnenkörper hält Eisenhämatoxylin sehr zäh fest (Fig. 5); in den ROMANOWSKY-Präparaten erscheint er häufig völlig gleichmäßig tiefblau oder lichtblau (Fig. 1), je nach dem Grade der Differenzierung. Manchmal aber lassen sich noch verschiedene

Bildungen in ihm erkennen. In einigen Osmiumpräparaten kommen 1—6 kleine tropfenartige Gebilde vor, die dunkel, fast schwarz erscheinen. Sie liegen bald dem Rande an, bald mehr im Innern. In Sublimatpräparaten findet man sie erheblich seltener. Ihre Bedeutung ist nicht klar.

In einer Anzahl von ROMANOWSKY-Präparaten nach Sublimat- wie nach Osmiumfixierung tritt ein anderes Korn im Inneren des Binnenkörpers auf, das stets im ruhenden Kern nur in Einzahl vorhanden ist („Binnenkorn“ v. WASIELEWSKI U. HIRSCHFELD). Wir konnten es zwar durchaus nicht in allen sonst vortrefflich gefärbten ROMANOWSKY-Präparaten nachweisen, aber in einigen Präparaten kommt es mit solcher Regelmäßigkeit über weite Strecken des Abklatsches hin in jedem Kern vor, daß wir es nicht schlechtweg als zufälliges Kunstprodukt ansprechen können. Manchmal, besonders in Osmiumpräparaten, erscheint es in dem sonst gleichmäßig gefärbten Binnenkörper nur einfach als kleine in der Mitte oder wenig exzentrisch gelegene Verdichtung von mehr oder weniger scharfer Abgrenzung, die den Farbstoff etwas lebhafter speichert (Fig. 1). Wenn es in Sublimatpräparaten erkennbar ist, liegt dieses Binnenkorn innerhalb eines weniger stark gefärbten Hofes, der von einer dunkler gefärbten Randzone des Binnenkörpers eingefast ist (Fig. 2, 4). Der helle Hof mit dem Binnenkorn kann in der Binnenkörpermitte oder mehr randwärts liegen; er kann verschieden groß und damit die dunklere Hülle verschieden breit sein. Manchmal liegt auch im Innern des helleren Hofes nicht ein festes dunkleres Korn, sondern ein kleines Bläschen mit sehr dunkler, stark lichtbrechender Wand (Fig. 3). Auch in stark differenzierten Eisenhämatoxylin-Präparaten sieht man manchmal im Binnenkörper einen intensiver färbbaren Einschlufkörper von wechselnder Größe.

Es ist schwer zu entscheiden, ob dieses Binnenkorn mit seinem Hof ein besonderes Strukturelement im Innern des Binnenkörpers darstellt oder nicht. Ist man mit HARTMANN und NÄGLER von dem Vorhandensein eines Centriols in jedem Amöbenkern überzeugt, so wird man kaum zögern, dieses Körnchen als Centriol zu deuten. Uns scheint die Theorie HARTMANN'S zurzeit noch nicht allgemein bewiesen, und zugleich ist die Frage so bedeutungsvoll, daß man die strengsten Beweise für sie fordern und stets die verschiedenen Deutungsmöglichkeiten im Auge behalten sollte.

Es kann möglich sein, daß der Binnenkörper aus Schichten verschiedener Dichte zusammengesetzt ist, die sich nach der Fällung,

insbesondere durch Sublimat, mit verschiedener Intensität färben können; möglich sogar, daß durch das Eindringen des Fixierungsmittels verschiedene Fällungsbedingungen geschaffen werden, denen die Schichtung als Kunstprodukt ihre Entstehung verdankt. Man muß immer bedenken, daß unsere Färbungsmethoden sehr häufig in tropfenförmigen Gebilden Strukturen darstellen, die wir deshalb noch nicht für wesentliche Bestandteile der lebenden Masse halten dürfen. Es sei z. B. erinnert an die konzentrischen Ringe und centralkörperähnlichen Körner, die man manchmal in Dotterkügelchen oder in Nucleolen von Metazooeiern erhält, wo es sich gewiß um unorganisierte Tröpfchen handelt. Solche färbbare Zentralgebilde hat HEIDENHAIN (1907, p. 184) auch in den Nucleolen der Hypodermiszellen der Wolfsmilchschwärmer-Raupe gefunden, und die Bilder, die er von den Nucleolen gibt, sehen äußerst ähnlich aus wie ein „centriolenhaltiger“ Amöbeninnenkörper. Hier finden sich die Nucleolen bis zu 5 in einem Kern und enthalten ungemein häufig das dunkle Korn unbekannter Bedeutung. Daß dieses hier irgend eine Beziehung zu den Centralkörpern der Zelle haben sollte, ist wohl ganz ausgeschlossen.

Die morphologische Betrachtung der Ruhekerne kann über die Bedeutung des Binnenkornes bei *Vahlkampfia bistadialis* nichts ausmachen. Vielleicht ist es identisch mit dem lichtbrechenden Körnchen, das auch gelegentlich im Binnenkörper lebender Amöben hervortritt. Aber auch wenn es eine regelmäßige Struktur darstellt, so ist seine Centriolennatur nicht zu beweisen. Wir werden bei der Besprechung der Teilungserscheinungen noch einmal auf diese Frage zurückkommen.

### b) Kernteilung.

Wenn man Abklatschpräparate von einer geeigneten Stelle der Agarplatte herstellt, kann man  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  sämtlicher Tiere in Teilung begriffen finden und erhält so leicht hunderte von Teilungsfiguren, die alle kleinsten Übergänge des Vorganges von der eben beginnenden Vorbereitung bis zu der Rückkehr der Tochterkerne zum Zustand des Ruhekernes zeigen.

Die Kernteilung beginnt damit, daß der Binnenkörper sich in die Länge streckt (Fig. 6). Die Kernrandschicht macht diese Formveränderung nicht mit, sondern weicht von den Enden des Binnenkörpers zurück; sie wird hier immer dünner (Fig. 6), während sie sich um die Mitte des nunmehr ei- bis stabförmigen

Binnenkörpers anhäuft. Schließlich zieht sich die Außenkernmasse völlig von den Enden des Binnenkörpers zurück, und dieser stößt mit seinen freien Polen unmittelbar an das Zellplasma an (Fig. 7, 8). Die Außenkernmasse bildet jetzt einen Äquatorialring um den Binnenkörper. Auch jetzt zeigt sich deutlich, daß keine morphologisch selbständige Kernmembran das ganze Kerngebilde umhüllt. Bei dieser Formveränderung der beiden Kernkomponenten bleibt nicht etwa eine Hülle zurück, innerhalb deren sich die Veränderungen abspielten; Binnenkörper und Kernrandschicht stoßen unmittelbar an das Zellplasma an. Wenn ein schmaler heller Hof die Kernfigur umgibt, so muß er durch Schrumpfung entstanden sein; in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist durchaus nichts davon zu bemerken.

Während sich die Außenkernmasse immer mehr um den Äquator des Binnenkörpers zusammenzieht, schnürt sich dieser in der Mitte ein, so daß der mit Methylenazur rot gefärbte Ring sich in eine Ringfurche des Binnenkörpers hineinlagert (Fig. 9, 10). Häufig wird in diesen Stadien bei ROMANOWSKY-Färbung die Mitte des lichtblauen Binnenkörpers völlig von dem tiefroten Außenringe verdeckt. Hier gestatten nun Eisenhämatoxylin-Präparate stets, die Hantelform des Binnenkörpers festzustellen, da sich bei dieser Färbung die Außenmasse weit schwächer färbt (Fig. 10, 13).

Mit der Streckung des Binnenkörpers und der Einschnürung seiner Mitte geht eine starke Volumzunahme des Binnenkörpers Hand in Hand. Vergleicht man die Figg. 8, 9, 10 mit 1, 2, 3, 5, so zeigt sich, daß die beiden angeschwollenen Enden des hantelförmigen Binnenkörpers für sich allein jeweils ziemlich denselben Umfang besitzen wie der ruhende Binnenkörper. Von dem Binnenkorne läßt sich in den Teilungsstadien nur sehr selten etwas sehen, in einem ROMANOWSKY-Präparat, in dem das Binnenkorn mit besonderer Regelmäßigkeit hervortrat, konnte man Bilder wie Fig. 8 finden: im Innern des dunklen Außensaumes des Binnenkörpers hat sich auch der helle Hof in die Länge gestreckt, und in diesem sind zwei Binnenkörner vorhanden, die durch einen Faden verbunden sind, eine kleine Hantel darstellend. Danach kann es den Anschein haben, daß sich bei der hantelförmigen Durchschnürung auch das Binnenkorn mitteilt. Somit wäre auch darnach die Deutung des Körnchens als besonderes Strukturelement möglich. Ob es sich um ein Centriol handelt, wird aber auch dadurch nicht klar; niemals sahen wir die Tochterbinnenkörner an die Teilungspole rücken;

wenn sie überhaupt ausgefärbt waren, lagen sie in der Mitte des Binnenkörpers, bzw. der Mitte der Binnenkörperhälften. In den späteren Teilungsstadien konnten wir sie nie mehr mit Bestimmtheit nachweisen, sei es, daß sie in der Folgezeit mit der Schichtung des Ruhekernes wirklich verschwinden oder daß die Dichteveränderungen der sie umgebenden Binnenkörpermasse für ihre differente Färbung ungünstigere Bedingungen schaffen.

Während der Zusammenziehung zum Äquatorialring verdichtet sich die Außenkernmasse sehr stark. Die Bläschen, die sie im Ruhekern durchsetzen, werden immer kleiner und schwinden schließlich ganz (Fig. 6—11). Während anfangs, ihrer Masse im Ruhekern entsprechend, die Randschicht einen breiten Gürtel um den gestreckten Binnenkörper gebildet hatte (Fig. 7, 8, 9), verdichtet sie sich jetzt zu einem schmalen, festen Reif (Fig. 11). Dieser zerfällt bald in eine Anzahl kleiner, stark färbbarer Körperchen (Fig. 12, 13), die dicht nebeneinander liegen und eiförmig bis kurz stäbchenförmig sind. Ihre Zahl läßt sich nicht genau feststellen, da sie einen Kranz bilden, welcher in den Abklatschpräparaten nie parallel, sondern stets senkrecht zur Deckglasebene steht, so daß man stets seitlich darauf schaut. Nur genaue Querschnitte könnten ein Abzählen gestatten. Auch in HEIDENHAIN-Präparaten kann man diese Körperchen der Äquatorialplatte erkennen, jedoch nur soweit sie sich nicht mit dem Binnenkörper decken, also seitlich in dessen Einschnürung (Fig. 13).

Die rundlichen Körper der Äquatorialplatte dehnen sich nun in die Länge. Dabei wird ihr seitlicher Abstand voneinander breiter, so daß man die im ROMANOWSKY-Präparat leuchtend roten Fäden deutlich voneinander unterscheiden kann; wir werden sie in Zukunft kurz als „Kernfäden“ oder „Außenkernfäden“ bezeichnen. Die Frage, ob man sie als „Chromosomen“ oder „Chromatinfäden“ bezeichnen dürfte, werden wir später besprechen.

Auch jetzt läßt sich die Zahl der Kernfäden nicht bestimmt feststellen. Wenn man ihre Anordnung auf einem Zylindermantel in Betracht zieht, so scheinen sie immer die Zahl 8 zu überschreiten und unter 20 zu bleiben. Ob ihre Anzahl immer gleich ist, läßt sich so nicht mit Sicherheit sagen; große Schwankungen kommen jedenfalls nicht vor, wie ein Blick auf Fig. 14 und die folgenden Bilder zeigt.

Auch im HEIDENHAIN-Präparat treten die Kernfäden hervor (Fig. 15). Während die Außenkernmasse im ruhenden Kern die



Hämatoxylinschwärzung kaum festhielt, verhalten sich die Kernfäden anders: als feine, manchmal leicht gekörnte Fädchen kann man sie rund im Umfang des Äquators nachweisen. Auch in diesen Stadien macht sich der Unterschied zwischen Sublimat- und Osmiumfixierung geltend. Im ersten Falle erscheinen die Fäden kleiner und dünner als im zweiten, also auch hier, wie im Ruhekern, eine größere Verdichtung bei Sublimat- als bei Osmiumfällung. In den Eisenhämatoxylin-Präparaten hängt das Volumen und die Form der Kernfäden auch sehr von der Differenzierung ab. Bei geringer Rückfärbung sind sie massige, gekörnte Fäden von beträchtlicher Größe, vielfach miteinander zu breiten Streifen verbacken; offenbar ist ihnen noch Farbstoff aufgelagert. Nach weiterem Ausziehen entsprechen sie etwa den Bildern der GIEMSA-Präparate; dann aber werden sie kleiner, dünner und kürzer, bis schließlich nur noch feine Pünktchen im äquatorialen Durchschnitt übrig sind. Daraus zeigt sich in sehr lehrreicher Weise, wie vorsichtig die regressive Hämatoxylinfärbung verwendet werden muß. Eine solche allmähliche, nach der Mitte eines Gebildes fortschreitende Entfärbung bei der regressiven Hämatoxylinfärbung ist bei Metazoenzellen oft beobachtet worden, und viele Cytologen haben die dadurch möglichen Fehlerquellen betont; in der Protozoenliteratur wurde bisher viel zu wenig auf eine Kritik der Technik eingegangen. Die ROMANOWSKY-Färbung ist hier sicher der Eisenhämatoxylin-Färbung weit überlegen. Sobald die Differenzierung der mit dem GIEMSA-Gemisch überfärbten Präparate soweit gegangen ist, daß die Fäden überhaupt scharf getrennt sich voneinander abheben, verlieren sie nie mehr ihre Form im Färbungsbild. Bei weiterem Rückgang der Färbung werden sie im ganzen blasser und blasser; aber stets geben alle ihre Teile die Farbe ganz gleichmäßig ab. Man kann also damit rechnen, daß man in Bildern wie Fig. 14 und 16 die natürlichen Umrisse der Kernfäden vor sich hat.

Lassen sich die Kernfäden am ROMANOWSKY-Präparat besser beobachten, so zeigen die HEIDENHAIN-Präparate deutlicher eine wichtige Veränderung am Binnenkörper, die sich während der Ausstreckung der Kernfäden vollzieht. Die angeschwollenen Enden des hantelförmigen Binnenkörpers werden zu zwei halbkugligen stark färbbaren Körpern, den „Polkappen“ oder „Polkörpern“ (Fig. 15). Zwischen beiden bleibt häufig noch längere Zeit ein dünner Faden erhalten, der, in der Längsachse der ganzen Figur verlaufend, die beiden Polkappen verbindet. Aber auch sonst ist der Raum zwischen den beiden Polkappen nicht frei von Substanzen,

die dem Binnenkörper entstammen, er wird also nicht ausschließlich von den Außenkernfäden eingenommen. Die beiden quer abgestutzten inneren Enden der Polkörper verbindet eine Säule von Substanz, die an günstig differenzierten Präparaten mit starken Vergrößerungen eine feine Längsstreifung erkennen läßt (Fig. 15). Sie bildet einen Zylinder, den wir als „Binnenkörperspindel“ oder „Binnenkörpersäule“ bezeichnen. Auf ihrer Außenfläche liegen ringsum die Kernfäden. Ob sich die feinen Längsstreifen an die Kernfäden anheften oder diese sich solchen Längsstreifen anlagern, können wir nicht entscheiden. Es ist auch nicht anzugeben, ob es sich in diesen Streifen um einzelne getrennt verlaufende Fasern handelt oder ob nur geringe Dichteverschiedenheiten des einheitlichen Substanzzylinders die Streifung erzeugen. Daß aber die Substanz der „Binnenkörperspindel“ tatsächlich dem Binnenkörper entstammt, das beweisen die folgenden Stadien, in denen wieder die Darstellung der zentralen Säule mit der ROMANOWSKY-Methode möglich ist.

Nunmehr streckt sich die ganze Teilungsfigur etwas in die Länge (Fig. 16, 17); vor allem werden die Kernfäden länger. Allmählich sieht man sie in der Mitte dünner werden (Fig. 17, 18), und schließlich zerschnüren sich die „Mutterfäden“ der „Mutterplatte“ in der Mitte quer durch, und die Hälften entfernen sich voneinander, so daß von jedem Faden die eine Hälfte nach dem einen, die andere nach dem anderen Pole rückt (Fig. 20, 21). Diese Zerdehnung der Kernfäden geht nicht ganz gleichzeitig vor sich. Sehr häufig trifft man in einer Spindelfigur dieses Stadiums nebeneinander noch kürzere Fäden, lang gedehnte ohne Verdünnung in der Mitte, solche, die sich eben durchschnüren, und andere, deren Teilhälften sich bereits getrennt haben (Fig. 20). Dieser Vorgang der Kernfädenteilung geht offenbar sehr rasch vor sich, wie sich daraus schließen läßt, daß man gegenüber der ungeheuren Zahl von Mutterplatten (wie Fig. 14—16) und auseinanderrückenden Tochterfäden („Anaphasen“) verhältnismäßig selten solche Stadien der Kernfäden-Durchschnürung antrifft.

Die Tochterfäden weichen nun allmählich auseinander; dabei liegen die Fäden einer „Tochterplatte“ immer noch deutlich voneinander getrennt auf einem Zylindermantel. Sie sind nur  $\frac{1}{2}$  so lang wie die Mutterfäden. Manchmal ist noch das eine oder andere Fadenstück in der Teilung hinter den anderen zurück (Fig. 21). Niemals scheint es aber vorzukommen, daß ganze Fäden ungeteilt nach einem Pole ziehen; denn in späteren Stadien der Teilung er-

scheinen die Tochterplatten stets aus einer entsprechenden Zahl halblanger Fäden zusammengesetzt.

Wenn sich die Kernfäden bei der Streckung verdünnen und dann im Äquator der Teilungsfigur auseinander weichen, läßt sich im ROMANOWSKY-Präparat deutlich erkennen, daß sich unter dem Mantel, den sie um die Mitte der Teilungsfigur bilden, noch eine blau gefärbte Masse von einer Polkappe zur anderen zieht; auf ihrer Außenfläche gleiten die Tochterfäden auseinander (Fig. 18, 20, 21). Im ROMANOWSKY-Präparat lassen sich die Polkappen in diesen Stadien überhaupt nicht scharf von der Binnenkörperspindel abgrenzen, da die Färbung beider gleichmäßig blau ist. Ganz anders ist dies in HEIDENHAIN-Präparaten derselben Teilungszustände (Fig. 19). Hier sind die Polkappen immer deutlich mit fast ebener Fläche gegen die Binnenkörperspindel abgegrenzt, die auch jetzt öfters längsgestreift erscheint. Die Kernfäden treten gelegentlich gut hervor, oft erscheinen sie aber auch unregelmäßig imprägniert, so daß auf der Spindel einzelne unzusammenhängende Brocken und Körner gefärbt sind. Ohne die ausgezeichnet klaren ROMANOWSKY-Bilder könnte man, allein aus den HEIDENHAIN-Präparaten, keinen Aufschluß gerade über die besonders wichtigen Abschnitte des Kernteilungsvorganges, die Kernfadenteilung und die beginnende Anaphase, das Auseinanderrücken der Tochterfäden, erhalten.

Nach der Färbung der Gleitbahn für die Kernfäden mit Methylenblau läßt sich über die Natur der Spindel nur der Schluß ziehen, daß sie ihrer Substanz nach mit dem Binnenkörper übereinstimmt und sich von ihm herleitet. Sie muß durch Aufquellen und faserige Umwandlung des mittleren Stückes des sich streckenden Binnenkörpers entstanden sein. Irgend einen genetischen Zusammenhang mit der Außenkernmasse oder dem Plasma kann sie wohl nicht haben, denn diese beiden Zellteile heben sich während der ganzen Teilungsveränderungen im ROMANOWSKY-Präparat ganz scharf vom Binnenkörper und der Binnenkörperspindel ab. Jedenfalls ist mit der Umbildung des Mittelstückes des hantelförmigen Binnenkörpers (vgl. Fig. 13, 15, 19) in die Binnenkörperspindel eine erhebliche Veränderung der Dichte der Binnenkörpersubstanz verknüpft, was ja durch die erhebliche Volumzunahme von vornherein sehr wahrscheinlich wird. Dabei muß offenbar Flüssigkeit aus der Umgebung aufgenommen werden. Die gegenüber den Polkörpern geringere Dichte der Binnenkörperspindel spricht sich im Präparat auch deutlich aus in dem Ausfall

der Eisenhämatoxylin-Färbung. Diese läßt die Spindel ganz ungerärbt oder stellt von ihr nur eine ganz zarte Streifung dar. Eine entgegengesetzte Veränderung der Färbbarkeit zeigte während der Teilungsveränderungen die Außenkernmasse: die verdichteten Kernfäden speichern den schwarzen Farbstoff erheblich, während ihre Substanz im aufgelockerten Zustand des ruhenden Außenkernes nur ganz geringe Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin besitzt. Hier zeigt sich ganz deutlich die Überlegenheit der ROMANOWSKY-Färbung, wenn es sich um die dauernde Verfolgung einer bestimmten Kernkomponente während der Teilungsvorgänge handelt. Wenn auch wohl keineswegs unbedingt, so ist sie doch in weit höherem Maß als die regressive Hämatoxylinfärbung eine „Substanzfärbung“, die unabhängig von der wechselnden Dichte die Affinität zu bestimmten stofflichen Bestandteilen der Kerne festhält. Dabei kommt auch im ROMANOWSKY-Präparat die Dichteverschiedenheit der Spindel und der Polkappen zum Ausdruck, jene ist ausgesprochen heller als diese gefärbt, obwohl der blaue Farbton beider immer übereinstimmt (Fig. 21, 22, 23).

Bei der fortschreitenden Anaphase findet zunächst kein Hinaufrücken der Tochterfäden auf die Polkappen statt, sondern die Fäden verharren in ihrer Lage am unteren Rande der Polkappen, die noch lange in gleicher Ausdehnung aus ihrem Kranze hervorragen (Fig. 21 ff.). Auch in gut differenzierten HEIDENHAIN-Präparaten kann man die Tochterfäden an den inneren Enden der Polkörper erkennen (Fig. 24). Die Polkappen selbst aber werden zusamt den Tochterfäden immer weiter voneinander entfernt dadurch, daß die Binnenkörperspindel sich gewaltig streckt (Fig. 20—24). Während im Beginn der Anaphase die ganze Kernfigur etwa die Gestalt eines Zylinders mit abgerundeten Enden besaß (Fig. 20—22), wird nun allmählich mit zunehmender Verlängerung die Säule der Binnenkörperspindel dünner, so daß eine Hantelform entsteht (Fig. 23—25). Man könnte bei dieser starken Streckung der Binnenkörperspindel an einen Substanzabfluß von den Polkappen in die Spindel denken — etwa wie sich CHR. BONNEVIE (1910) einen Substanzabfluß von den Centrosomen der Metazoenteilungsfigur in die „Centralspindel“ vorstellt. Dadurch wäre an sich natürlich gut die „Stemmwirkung“ erklärbar, welche die Spindel in diesen Stadien offenbar entfaltet. Einen Beweis für eine Substanzwanderung von den Polen zur Spindel können die mikroskopischen Bilder aber nicht geben: die Polkappen verlieren in diesen Stadien

nicht sichtbar an Substanz; sie werden weder kleiner, noch läßt eine Veränderung in der Färbungsintensität auf eine Dichteänderung schließen.

Die anfangs walzenförmige Binnenkörperspindel wird in der Mitte nun allmählich dünner (Fig. 25 ff.), so daß ein sanduhrförmiges „Zwischenstück“ zwischen den beiden Polkappen entsteht. Während die Streckung noch weiter geht, nimmt die Breite des Zwischenstückes ab, und in gleichem Maße wächst seine Färbbarkeit (Fig. 26—29), was auf eine Zunahme der Dichte schließen läßt. Die keulenförmig angeschwollenen Enden des Zwischenkörpers färben sich mit Methylenblau wieder in gleicher Stärke wie die Polkappen, und auch Hämatoxylin wird immer stärker gespeichert, bis schließlich der ganze „Spindelrestkörper“ sich ebenso schwarz färbt wie die Polkappen (Fig. 28).

Die Tochterfäden sind während der ganzen Zeit der Streckung der Spindel und ihrer Umwandlung zur Sanduhrform noch deutlich voneinander zu unterscheiden (Fig. 22—29). Sie liegen die ganze Zeit hindurch in einem Mantel um das Ende der Spindel. Die HEIDENHAIN-Präparate der späteren Anaphasestadien zeigen, daß während ihrer zunehmenden Verdichtung die Spindelsubstanz sich im Innern des Fadenkranzes stark einschnürt, so daß zwischen den keulenförmigen Anschwellungen der Endabschnitte des Zwischenstückes und den Polkappen nur eine dünne Verbindung besteht.

Es ist möglich, daß während der Stadien der starken Dichtezunahme und intensiveren Färbung der Spindel durch diese Verbindung von den Polkappen zu den keulenförmigen Enden des Zwischenstücks Substanz abfließt. Die Polkappen werden nämlich in diesen Stadien, während sie aus der halbkugligen Form in Ei- oder Kugelgestalt übergehen, entschieden kleiner (vgl. Fig. 26—29 mit Fig. 23—25). Sehr wahrscheinlich ist ein solcher Substanz-austausch in diesen Stadien aber nicht; die hauptsächlichste Streckung der Spindel liegt vor der Zeit der Verkleinerung der Polkörper. Für die Erklärung der intensiveren Färbung des Spindelrestes genügt auch die Verdichtung der vorher viel voluminöseren Spindel allein; und die nunmehr einsetzende Verkleinerung der Polkappen wird wohl darauf beruhen, daß diese Teile des Binnenkörpers nun die Volumzunahme, die sie im Beginn der Teilung, wohl infolge von Quellung, erfuhren, jetzt wieder teilweise rückgängig machen.

Das sanduhrförmige Zwischenstück geht allmählich immer mehr in einen dünnen Faden mit angeschwollenen Enden über (Fig. 30, 31).

Diese Formveränderung beruht offenbar darauf, daß die Substanz des Spindelrestes nach den beiden Polen zu fließt. Welch bedeutende Volumverminderung dabei noch stattfindet, zeigt ein Vergleich der Bilder Fig. 28—31. Schließlich liegen auf jeder Seite Polkappe und Endkorn des Spindelrestkörpers als intensiv färbbare Kügelchen von verschiedener Größe, durch einen Faden verbunden, nebeneinander (Fig. 30). Dann vereinigen sie sich zu dem einheitlichen Binnenkörper des Tochterkernes (Fig. 32). Die beiden Tochterbinnenkörper werden noch längere Zeit durch einen immer dünner werdenden Faden verbunden (Fig. 32), der zuletzt durchreißt und aufgelöst oder von den Binnenkörpern eingezogen wird.

Während der zuletzt geschilderten Veränderungen an den dem Binnenkörper entstammenden Strukturen verschmelzen die Außenkernfäden allmählich miteinander (Fig. 29, 30, 31). Ihre weitere Umwandlung läßt sich sehr gut in ROMANOWSKY-Präparaten verfolgen. Von der Furche zwischen Polkappe und Spindelrest dehnt sich die Außenkernmasse wie ein amöboides Plasma mit stumpfen lappigen Fortsätzen allmählich über den ganzen Tochterbinnenkörper aus (Fig. 32, 33). Dabei treten helle Bläschen in der anfangs homogenen, gleichmäßig rot gefärbten Masse auf, und allmählich kommt wieder das Bild der schaumigen Kernrandschicht zustande, die den kugligen Binnenkörper rings umhüllt.

Damit hat der Kernteilungsvorgang sein Ende erreicht. An ihn kann sich unmittelbar die Teilung des Zelleibes anschließen (Fig. 33); ja diese kann schon während der Stadien, die Fig. 31 und 32 entsprechen, beginnen. Manchmal aber unterblieb bei unserer Amöbe die Plasmateilung zunächst, und beide Tochterkerne treten gleich von neuem in Teilung ein (Fig. 34—36). Solche „Doppelteilungen“ fanden wir in einigen Kulturen sehr häufig. Sie nehmen stets einen sehr regelmäßigen Verlauf: die Kerne schreiten meist völlig gleichzeitig in der Teilung voran. Nur ganz selten trifft man sie auf etwas verschiedener Stufe. Hierbei läßt sich auch wieder gut erkennen, daß die Fadenteilung und der Beginn der Spindelstreckung am raschesten von allen Stadien der Teilung ablaufen. Gerade dabei findet man am ehesten einmal einen Phasenunterschied, indem die eine Kernfigur noch die Äquatorialplatte, die andere schon beginnende Anaphase, oder aber die eine eben die Fadenteilung, die andere bereits völlig getrennte Tochterfäden in ziemlichem Abstand zeigt. In den länger andauernden Stadien der Äquatorialplatte und den späteren Anaphasestadien holen sich die

etwas gegeneinander in der Teilungszeit verschobenen Spindeln immer wieder ein und scheinen in völlig gleichem Schritt zu laufen. Was aus den Amöben wird, die eine solche zweimalige Kernteilung durchgemacht haben, können wir nicht angeben. Von der Prophase beider Kerne (Fig. 34, vgl. Fig. 9) bis zu einem Stadium, in dem sich beide Kernfiguren in Rekonstruktion der Tochterkerne befinden, konnten wir alle Übergänge feststellen. Auch Amöben mit 4 ruhenden Kernen kommen vor. Ein Zerschnürung solcher vierkerniger Plasmaleiber haben wir jedoch nie beobachtet. Amöben mit mehr als 4 Kernen kamen uns in unseren Präparaten nicht zu Gesicht.

### c) Die Gestalt des Zellkörpers während der Kernteilung.

GLÄSER (1912) hat in seiner Arbeit über die Teilung einiger Amöben die Veränderungen der Form des Plasmaleibes während des Kernteilungsvorganges hervorgehoben. Bei allen von ihm untersuchten Amöben tritt in einem bestimmten Zeitpunkt der Kernteilung eine Abkuglung des Körpers ein. Offenbar handelt es sich dabei um eine regelmäßige Einwirkung, die von dem sich teilenden Kern in einem bestimmten Zustande auf das Protoplasma ausgeübt wird.

Dieses Abrundungsbestreben des Zelleibes tritt auch bei der Teilung von *Vahlkampfia bistadialis* deutlich hervor. Während der frühen Stadien der Kernteilung kriechen die Amöben in ganz gewöhnlicher Weise umher. Amöben mit Äquatorialplatten sieht man in den Präparaten in der bandartigen Kriechform des *limax*-Typus (Fig. 11, 15, 16) oder mit kurzen, plumpen Pseudopodien (Fig. 12, 17, 18) ebenso häufig oder häufiger als abgerundete Tiere (Fig. 13). Mit dem Fortschreiten der Anaphase tritt eine Änderung ein. Der Körper zieht sich zusammen, die stark unregelmäßige Form schwindet. Die Pseudopodienbildung hört nicht mit einem Male auf; aber die Hauptmasse des Protoplasmas bildet nun doch einen rundlichen Körper, von dem sich höchstens einzelne kleine Plasmafortsätze erheben, in die aber die Hauptmasse des Körpers nicht mehr einströmt (Fig. 21, 25). Bandförmig gestreckte Amöben kommen zu Beginn des Auseinanderwanderns der Tochterplatten noch vor (Fig. 20, 22); während der hauptsächlichen Streckung der Binnenkörperspindel aber bildet der abgekugelte Zelleib durchaus die Regel (Fig. 23, 26, 27, 28). Die Amöbe der Fig. 24 lag dicht zusammen mit anderen; darauf mag die Unregelmäßigkeit ihrer Gestalt beruhen. Wenn dann das Volumen des Spindelrestkörpers abnimmt und sich dessen

Substanz immer mehr nach den Polen zieht, setzt von neuem lebhaftere Pseudopodienbildung ein (Fig. 29, 30, 31), die wieder zu den normalen Kriechbewegungen des Tieres bzw. der sich voneinander lösenden Tochtertiere führt. Es ist sehr bemerkenswert, daß die Abkuglung des Plasmakörpers durchaus nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit einer kommenden Durchschnürung des Plasmaleibes steht. Genau dieselbe Gestaltsveränderung findet auch statt, wenn sich in einem Amöbenkörper 2 Kerne in Teilung befinden: die Anaphasestadien sind von einer Abrundung des Körpers begleitet (Fig. 36).

GLÄSER hat darauf hingewiesen, daß die Abkuglung des Plasmas in eine Zeit fällt, in der der Kern erheblich Flüssigkeit aus dem Plasma aufnimmt, und vermutet, daß dadurch die Oberflächenspannung erhöht und damit die Abkuglung bedingt wird. Ob diese Erklärung zutrifft, muß zunächst dahingestellt bleiben.

### B. *Vahlkampfia mutabilis* n. sp.

#### a) Der Ruhekern.

Der Kernbau von *Vahlkampfia mutabilis*, der von v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD aus Loheaufgüssen gezüchteten neuen Amöbenform, unterscheidet sich von dem Kernbau der übrigen bisher bekannten Limaxamöben durch das Vorhandensein eines stark färbbaren Körpers in der Kernrandschicht, des „Randkörpers“ (v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD). Sein Vorhandensein bringt auch etwas andere Teilungsbilder mit sich; doch ordnet sich der Teilungsverlauf im ganzen ebenso wie die anderen Eigenschaften der Art (Bau des Plasmakörpers, Bewegung, Cystenbildung, Übergang in 2-geißelige Stadien und Rückverwandlung in die Amöbenform) so gut in den Gattungscharakter der *Vahlkampfia* ein, daß wir die Form in der Gattung belassen.

Wie die Plasmakörper so sind auch die Kerne der Lohamöben größer als die von *Vahlkampfia bistadialis*. Auch bei *Vahlkampfia mutabilis* lassen sich stets Kernrandschicht und Binnenkörper färbereich scharf voneinander unterscheiden. Den Binnenkörper erhält man mit der ROMANOWSKY-Methode stets rein blau. Bisweilen ist an ihm nach Sublimatfixierung und ROMANOWSKY-Färbung, wie bei der Strohamöbe, eine Schichtung zu erkennen: auf eine dunklere Randzone folgt ein helleres Stück, in dessen Mitte ein dunkleres Binnenkorn gelegen ist.



Bei der Rückdifferenzierung der Eisenlackfärbung gibt der Binnenkörper meist die Schwärzung nicht gleichmäßig ab, sondern es bleiben einzelne Flecke, die besonders den Rand des Binnenkörpers einnehmen, länger dunkel (Fig. 39). Daß es sich hier um besondere, peripher angeordnete Strukturelemente des Binnenkörpers handelt, die sich nur auf diese Weise darstellen lassen, ist nicht wahrscheinlich. Vermutlich spielen auch hier Dichteverschiedenheiten mit, die vielleicht beim Fixieren erst entstanden sind. Ein Waben- oder Netzwerk, wie es oft als charakteristischer Aufbau des Binnenkörpers von Limaxamöben angesehen wird, ließ sich bei den angewandten Fixierungen und Färbungen auf keine Weise zur Darstellung bringen.

Die Kernrandschicht wird mit Methylenazur stets rein rot bis rot-violett gefärbt. Sie zeigt, wie bei *Vahlkampfia bistadialis*, einen alveolarisierten Bau, der sich mit der ROMANOWSKY-Färbung ebenso wie mit Eisenhämatoxylin-Bordeaux-Rot mit entsprechender Differenzierung darstellen läßt (Fig. 37, 38). Die roten Wände zwischen den helleren Bläschen erscheinen selten sehr feinkörnig, meist scheinen sie aus einem äußerst feinen Gerüst- oder Wabenwerk zu bestehen (Fig. 37). In der Außenkernmasse liegt der Randkörper eingebettet. Er ist von länglicher Gestalt und schmiegt sich dem äußeren Kernumfang an. Bei der Färbung mit dem GIEMSA-Gemisch nimmt er wie die übrige Außenkernmasse den roten Farbstoff intensiv auf, hält ihn jedoch bei der Rückdifferenzierung stärker fest als die anderen Teile der Kernrandschicht (Fig. 37). Nach Osmiumfixierung erscheint der Umfang des Randkörpers etwas beträchtlicher als nach Sublimatfixierung, was mit den früher mitgeteilten Beobachtungen über die größere Schrumpfung der Kernbestandteile bei der Fällung mit Sublimat-Alkohol gut übereinstimmt.

Wenn man nach Färbung mit Eisenhämatoxylin die Farbe mit Eisenammoniumalaun auszieht, so hält der Randkörper die Eisenlackfärbung zunächst mit derselben Zähigkeit fest wie der Binnenkörper (Fig. 38). Man kann also bei dieser Färbung einen Unterschied zwischen den die beiden Kernbestandteile bildenden Massen nicht vermuten, man könnte sie vielmehr für völlig identisch halten, zumal häufig vom Randkörper zum Binnenkörper ein schwarz gefärbter Faden sich spannt, so daß der Anschein erweckt wird, als ob der Randkörper durch „heteropole Teilung“ sich vom Binnenkörper abschnürte. Läßt man die Eisenammoniumalaun-Lösung stärker einwirken, so entfärbt sich der Randkörper ganz allmählich von außen nach innen zu, so daß man ihn immer kleiner werden sieht. Schließlich

bleibt nur noch ein feines Körnchen von ihm übrig (Fig. 39), das bei weiterem Differenzieren ebenfalls verschwindet. Es ist unwahrscheinlich, daß das zuletzt noch sichtbare feine Körnchen ein besonderes morphologisches Element des Randkörpers darstellt. Beim Rückdifferenzieren der ROMANOWSKY-Färbung gibt der ganze Randkörper die rote Farbe durchaus gleichmäßig ab. Die allmählich nach der Mitte fortschreitende Entfärbung bei der HEIDENHAIN-Differenzierung ist ja auch von anderen kleinen Körperchen bekannt und kann höchstens dafür sprechen, daß die Dichte des Randkörpers nach innen zunimmt.

### b) Kernteilung.

Als Vorbereitung zur Kernteilung streckt sich der Binnenkörper, wie bei *Vahlkampfia bistadialis*, und die Kernrandschicht zieht sich um den Äquator zusammen (Fig. 40, 41). Dabei verhält sich der Randkörper nicht immer ganz gleich. Manchmal streckt er sich schon sehr früh und schnürt sich in der Mitte hantelförmig ein (Fig. 40), oft verharret er zunächst einheitlich und lagert sich dann ebenfalls im äquatorialem Umfang des gestreckten Binnenkörpers (Fig. 41). Bei der Verdichtung des Außenkerns um den Äquator verschwinden die großen Bläschen in der Kernrandschicht, und diese nimmt eine immer feinere Schaum- oder Netzstruktur an (Fig. 41).

Wir beschreiben die Reihe der Teilungsstadien nur nach ROMANOWSKY-Präparaten, da sie alle Veränderungen viel deutlicher erkennen lassen als die Eisenhämatoxylin-Präparate, in denen verschiedene Kernkomponenten in gleichen Farben erscheinen. Die Kernrandschicht bildet einen Äquatorialring, in dem allmählich eine Längsstreifung auftritt, offenbar durch Streckung der Waben oder der Züge des feinen Netzwerkes (Fig. 42). Während die Kernrandmasse sich noch stärker verdichtet, entstehen aus dem Äquatorialring Kernfäden, die sich so intensiv wie der Randkörper färben. Dieser kann sich auch jetzt noch bei den einzelnen Individuen etwas verschieden verhalten. In Fig. 42 sind seine beiden birnförmigen Hälften nur durch einen dünnen Faden verbunden, in Fig. 43 ist er zu einem Stabe gestreckt. Wieweit aber die beiden Randkörperhälften während der Anfangsstadien der Teilung auch schon auseinander gerückt sein mögen, — wenn die Ausbildung der Äquatorialplatte vollendet ist, verkürzt sich der Verbindungsstrang zwischen den Randkörperhälften wieder und ordnet dadurch den in Teilung begriffenen Randkörper unter die übrigen aus dem Äqua-

torialring entstandenen Kernfäden ein. Wenn diese sich zu strecken und allmählich zu zerdehnen anfangen (Fig. 44), läßt sich häufig der „Randkörperfaden“ überhaupt nicht von den anderen Fäden der Außenkernmasse unterscheiden, und diese Teilungsstadien sehen dann völlig gleich aus wie die entsprechenden von *Vahlkampfia bistadialis* (vgl. z. B. Fig. 44 und Fig. 17).

Doch bald wird der Unterschied zwischen beiden Formen wieder deutlich. Sobald die Tochterfäden auseinanderrücken (Fig. 45), tritt der Randkörper wieder scharf hervor. Obschon er bereits Anzeichen der Teilung erkennen ließ, bevor nur die Kernfäden aus der Außenkernmasse differenziert waren (vgl. Fig. 40, 42), bleibt er nun mit der endgültigen Trennung der Tochterkörper hinter den Kernfäden zurück. Wenn die Tochterplatten mit den Polkappen schon weit auseinandergerückt sind, liegt der Randkörper noch immer, nun stark gedehnt, der zylindrischen Binnenkörperspindel an (Fig. 46). Erst wenn die Binnenkörperspindel sich sanduhrförmig einzuschnüren beginnt, trennen sich die beiden Hälften völlig voneinander (Fig. 47). Während die Einschnürung der Spindel („des Zwischenkörpers“) fortschreitet, breitet sich jeder Tochtterrandskörper in eigentümlicher Weise aus und scheint nach jedem Pole hin das angeschwollene Ende des Zwischenkörpers ringsum mantelartig zu umhüllen (Fig. 48, 49). Die Verbindung zwischen den Kernhälften verdünnt sich nun zu einem Faden, und jedem Tochterkern sitzt am inneren, zugespitzten Ende der Tochtterrandskörper als kleine, kegelförmige Hülle an (Fig. 50). Die Tochterfäden schmelzen zu einer fein schaumigen Masse zusammen und breiten sich über den Tochterbinnenkörper aus (Fig. 50 u. 51), der wie bei *Vahlkampfia bistadialis* aus der Vereinigung der Polkappe und des angeschwollenen Endes des Spindelrestkörpers entsteht. Die Randkörpermasse nimmt wieder die Gestalt eines rundlichen Kornes an (Fig. 51), und sobald der Tochtterrandskörper wieder in den Außenkern aufgenommen ist und die Reihe von Bläschen die Kernrandmasse durchsetzt, hat der Kern wieder das charakteristische Bild der Teilungsruhe erreicht.

Über Natur und Bedeutung des Randkörpers gibt leider auch der Teilungsverlauf keine bestimmte Auskunft. Ein ähnlicher „Randkörper“ wurde bei Trypanosomen gefunden (KÜHN u. v. SCHUCKMANN, 1911, 1912). Bei der Kerndurchschnürung, die bei *Trypanosoma brucei* und *Trypanosoma lewisi* amitotisch (nach der Terminologie ALEXIEFF'S „cryptohaplotitotisch“) verläuft, teilt er sich zuerst und lagert sich in der Mitte der polaren Ansammlung der Außen-

kernmasse. Danach konnte man mit der Möglichkeit rechnen, daß dieser Körper als ein Teilungsorganell, nach Art eines Centriols, eine Rolle spiele. Dafür hat sich nun aus der Beobachtung des Randkörpers der Lohamöben, der im Ruhekern einen ganz gleichen Eindruck macht, keinerlei Stütze ergeben. Nach seinem ganzen Verhalten bei der Teilung kann man den Amöbenrandkörper nur als eine besondere Verdichtung der Kernrandmasse auffassen, allerdings nicht als ein zufälliges Gebilde, sondern ein konstantes Strukturelement, das sich durch Teilung vermehrt und bei der Kernteilung ein ganz charakteristisches Verhalten zeigt, welches das besondere Bild der Kernteilung bei *Vahlkampfia mutabilis* bestimmt.

Der Plasmakörper der *Vahlkampfia mutabilis* zeigt wie der von *Vahlkampfia bistadialis* während der Teilung ein ausgesprochenes Abrundungsbestreben, das in den Stadien der Anaphase am größten ist. So findet man die vorgerückten Stadien der Streckung der Binnenkörperspindel und der Polwanderung der Tochterplatten stets in abgekugelten Individuen (Fig. 46—48).

#### 4. Kapitel. Die Kernteilung in der Gattung *Vahlkampfia*.

##### A. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Kernteilung von *Vahlkampfia bistadialis* und *Vahlkampfia mutabilis*.

Wir können im Verlauf der Kernteilung der beiden von uns untersuchten Arten eine Anzahl von Abschnitten unterscheiden, die von dem ruhenden Kern bis zur Einstellung der Teilungsfigur hin und dann wieder zu den ruhenden Tochterkernen zurückführen. Sie lassen sich mit den Hauptphasen der Kernteilung der Metazoenzellen wohl vergleichen, und wir wollen daher auch die für die echten Mitosen üblichen Bezeichnungen: „Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase“, hier anwenden und kurz in Schlagworten noch einmal die Kernveränderungen aufführen, die in den einzelnen Phasen stattfinden.

Diese kurze Zusammenstellung soll den Vergleich mit den Befunden anderer Autoren erleichtern; zu diesem Zwecke geben wir auch noch einmal die Hauptstadien der Entwicklungsreihe bei unseren beiden Amöben in Textabbildungen (Fig. E) wieder.

1. Prophase (Textfig. Ea, Taf. 15 Fig. 6—11, Taf. 17 Fig. 40—42): Streckung des Binnenkörpers; Ansammlung der Außenkernmasse um den Äquator des Binnenkörpers; Einschnürung des Binnenkörpers

zur Hantelform; zunehmende Verdichtung der Außenkernmasse in dem Äquatorialring.

2. Metaphase (Textfig. Eb, c; Fig. 12—16, Fig. 43): Der Äquatorialring der Außenkernmasse zerfällt in eine größere Zahl (10—20) „Kernfäden“, die in der Streckungsrichtung des Binnenkörpers verlaufen. Zwischen den polaren Stücken des Binnenkörpers, den „Polkappen“ („Polkörpern“) bildet sich die „Binnenkörperspindel“ („Binnenkörpersäule“) aus, welche von den Kernfäden mantelartig umhüllt wird (Stadium der „Äquatorialplatte“, „Mutterplatte“).

3. Anaphase (Textfig. Ed, e, f; Fig. 17—25, Fig. 44—47): Die Binnenkörperspindel streckt sich, und die Polkappen rücken damit auseinander; die Kernfäden („Mutterfäden“) dehnen sich in die Länge und schnüren sich in der Mitte durch, die „Tochterfäden“

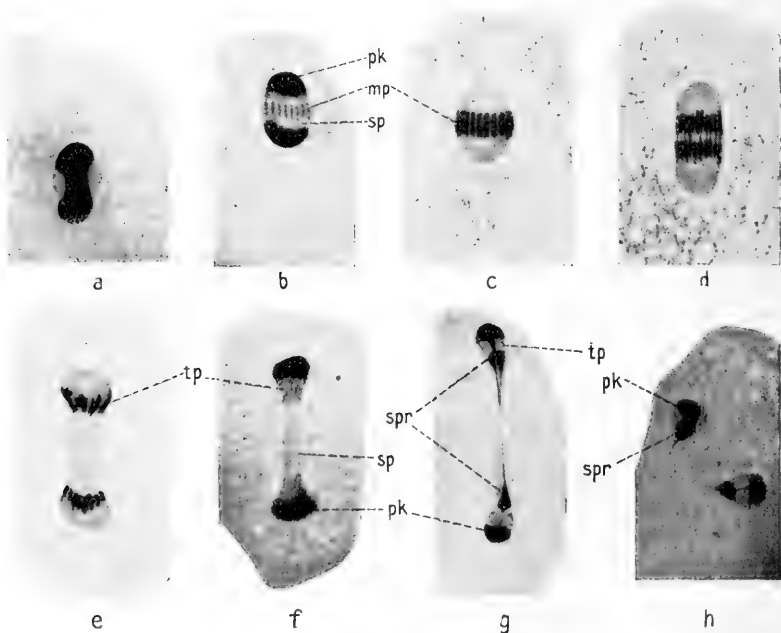


Fig. E.

Hauptstadien der Kernteilung von *Vahlkampfia bistadialis*. ca. 1500:1. Fig. a, b, f, g, h nach Eisenhämatoxylin-, Fig. c, d, e nach ROMANOWSKY-Präparaten.

a Prophase. b, c Äquatorialplatte. d Teilung der Kernfäden, Beginn der Anaphase. e, f spätere Anaphasestadien, Streckung der Binnenkörperspindel. g, h Telophase.

mp Mutterplatte. pk Polkörper. sp Binnenkörperspindel. spr Spindelrestkörper. tp Tochterplatte.

bilden 2 mantelförmige „Tochterplatten“, die mit der weiteren Streckung der Binnenkörperspindel auseinandergeschoben werden.

4. Telophase (Textfig. Eg, h; Fig. 26—33, Fig. 48—51): Sanduhrartige Einschnürung und Verdichtung der Binnenkörperspindel (Binnenkörpersäule), die damit zu dem stark färbbaren „Zwischenkörper“ („Spindelrestkörper“) zwischen den beiden Polkappen wird, mit jeder von diesen nur durch einen dünnen Faden verbunden; die Mitte des Zwischenkörpers zieht sich zu einem dünnen Faden aus, während die Enden knopfartig anschwellen; in jedem Tochterkern schmilzt der Spindelrest mit der Polkappe zum Tochterbinnenkörper zusammen. Die Kernfäden in den Tochterplatten verschmelzen miteinander und breiten sich als neue Außenkernmasse über den Tochterbinnenkörper aus. Herstellung der Struktur des Ruhekernes.

Bei *Vahlkampfia mutabilis* nimmt auch der Randkörper in der Äquatorialplatte Stellung. Er kann schon während der Prophase hantelförmige Durchschnürung zeigen, verkürzt sich aber stets wieder in der Metaphase (Fig. 40—44). Während der Anaphase bleibt er hinter den übrigen Kernfäden in der Teilung zurück (Fig. 45, 46) und wird erst am Ende der Anaphase durchgeteilt (Fig. 47). Seine Teilstücke legen sich in der Telophase jederseits dem Spindelrest an (Fig. 49—51) und werden nach Verschmelzung des Spindelrestes und der Polkappe als Tochtertrandkörper in die von den Kernfäden stammende Außenkernmasse aufgenommen.

Nach ihrem ganzen Verlauf ordnet sich die Teilung von *Vahlkampfia bistadialis* und *V. mutabilis* in den Begriff der „Promitose“ ein, wie ihn neuerdings ALEXEIEFF (1913a) gefaßt hat. Er hat ihn im Gegensatz zu NÄGLER (1909), der den Ausdruck zum erstenmal gebrauchte, von der Frage nach dem Vorhandensein eines Centriols und einer Centrodosome bei der Teilung unabhängig gemacht, was uns sehr zweckmäßig erscheint. Wir setzen ALEXEIEFF's Begriffsbestimmung hierher: „le caryosome se divise en deux moitiés qui gagnent les pôles du noyau en division et y constituent les corps polaires volumineux; c'est la chromatine périphérique qui forme la plaque équatoriale (qui peut être parfois enrichie par la chromatine caryosomienne); les fibres fusoriales achromatiques, plus ou moins nettes, sont formées aux dépens de la plastine caryosomienne“ (S. 346).

Die Bezeichnung „Caryosom“ hat in dieser Definition nur einen ganz allgemeinen Sinn, wie der von uns gebrauchte Ausdruck „Binnenkörper“. Im Gegensatz zu dem Gebrauch des Ausdrucks

Caryosom durch HARTMANN (vgl. 1911, p. 4) u. A. soll über das Vorhandensein von „Chromatin“ oder einem Centriol in dem betreffenden Körper damit nichts ausgesagt werden. Auch den Ausdruck „Spindel“ gebrauchen wir nur mit einem gewissen Vorbehalt. Von der Anwesenheit eigentlicher „Spindelfasern“ nach Art der Metazoenspindeln haben wir uns bei unseren beiden Objekten nicht mit Sicherheit überzeugen können. Trotzdem erscheint uns, jedenfalls vor der Hand, für den säulenartigen Körper, der durch seine Streckung die Polkörper auseinanderschiebt und den Kernfäden als Gleitbahn dient, der Ausdruck „Binnenkörperspindel“ zur Verständigung am geeignetsten.

Wir möchten demnach folgende, im wesentlichen völlig mit ALEXEIEFF übereinstimmende Definition der Promitose geben:

Der Binnenkörperschnürt sich hantelförmig durch, die Hantelenden werden zu den Polkappen (Polkörpern) der Teilungsfigur; der Außenkern bildet die Äquatorialplatte oder Mutterplatte (der vielleicht bei einigen Formen auch Material aus dem Binnenkörper zufließt?). Das Mittelstück des hantelförmigen Binnenkörpers quillt zur Binnenkörperspindel (Binnenkörpersäule) auf, die den Tochterplatten als Gleitbahn dient, sich streckt und die Polkappen dadurch auseinanderstemmt; schließlich teilt sie sich sanduhrförmig durch und geht wieder in den Binnenkörpern der Tochterkerne auf.

Als Beispiele für promitotische Teilung führt ALEXEIEFF die Amöben der *Limax*-Gruppe an, insbesondere *Vahlkampfia punctata* DANGEARD (= *gruberi* SCHARDINGER, vgl. S. 257), die ihm selbst auch zur Untersuchung vorlag.

Die Schilderungen anderer Forscher über die Teilung von Amöben, die unzweifelhaft in die Nähe der *Vahlkampfia limax* gehören, stimmen nicht alle ohne weiteres zu der oben gegebenen Definition der Promitose. Vor allem wird der Anteil, den das „Chromatin des Caryosoms“ an der Bildung der Äquatorialplatte nimmt, sehr verschieden beurteilt. Nach unserer Untersuchung kann bei den beiden uns vorliegenden Formen keine Rede davon sein, daß sich irgendwie der Binnenkörper morphologisch an dem Aufbau der Kernfäden der Äquatorialplatte beteilige; seine Substanz bleibt während des ganzen Teilungsvorganges ebenso wie im Kern

der Teilungsruhe- und Wachstumszeit völlig von der Außenkernmasse gesondert.

Auf den folgenden Seiten sollen die Ergebnisse der früheren Autoren über die Teilung von *Limax*-Amöben kurz zusammengestellt werden, soweit sie eine hinreichend genaue Schilderung des Teilungsvorganges der betreffenden Formen geben. Von der Aufführung der mannigfach in der Literatur beschriebenen Einzelstadien aus dem Teilungsvorgang hierher gehörender Formen soll abgesehen werden. Wir werden darauf versuchen, ob sich ein einheitliches Bild vom Teilungsvorgang in der Gattung *Vahlkampfia* (= *Dimastigamoeba*?) gewinnen läßt.

### B. Die Teilungserscheinungen bei anderen Vahlkampffien.

Die ersten Bilder von der Teilung *limax*-artiger Strohhamöben hat R. KLEMENSIEWICZ (1903) an einer für Zoologen ziemlich versteckten Stelle gegeben. Nach Präparaten, die mit Eisenlack und Alizarin gefärbt waren, stellt er besonders gut Äquatorialplattenstadien dar. Man sieht zwischen den dunkeln Polkappen eine Reihe feiner, punktchenförmiger Körperchen, die offenbar den stark entfärbten Kernfäden entsprechen und sehr stark an die späteren Bilder von VAHLKAMPF, CHATTON und unsere Figuren (Textfig. Eb, Taf. 15, Fig. 15) erinnern. Eine Anordnung der gesehenen Stadien zu einer einheitlichen Reihe ist KLEMENSIEWICZ nicht gelungen, auch ging er weniger auf die genauere Verfolgung des Teilungsverlaufs bei den Amöben aus als auf die Feststellung, ob überhaupt eine „mitotische“ oder eine „amitotische“ Teilung vorliegt. Aber ohne Zweifel hat er den bei den Vahlkampffien vorliegenden Typus der Promitose zum ersten Male gesehen.

Die erste eingehendere Schilderung gab E. VAHLKAMPF (1904) von der Teilung der *Amoeba limax* DUJARDIN, die damit zum Typus der ganzen nunmehr als Gattung abgegrenzten Gruppe wurde. Er untersuchte Schnitte durch Kahmhautmaterial und färbte mit Eisenhämatoxylin. Eine Reihe seiner Figuren geben wir in Textfig. F wieder. Er betrachtete die Zone des Außenkerns als „Kernsaftraum“ und räumt der sie erfüllenden Masse gar keine Rolle im Teilungsvorgang ein. Vielmehr sonderte sich der Binnenkörper bei der Teilung in „chromatische und achromatische Substanz“.

Wir lassen hier VAHLKAMPF's Schilderung der Teilung von



*Amoeba limax*, möglichst in den Worten des Autors, folgen und geben in Textfig. F einige Kopien nach seinen Figuren: „Die Chromatinmasse zieht sich allmählich nach den Polen des sich streckenden Binnenkörpers auseinander (Textfig. Fa, b), bis sie sich in der Mitte nach der Art der direkten Kernteilung durchgeschnürt hat.“ In Textfig. Fb ist die Trennung fast beendet; „in der Mitte liegt die achromatische Substanz, deren Polen zwei Chromatinkörper aufliegen. Diese („Polkörper“) nehmen eine etwa halbkugelförmige Gestalt an und sind mit ihren planen oder etwas konkaven Flächen einander zugekehrt. Die achromatische Substanz liegt als breite tonnentörmige Verbindungsbrücke zwischen ihnen. Sie läßt zunächst keine Struktur erkennen, ordnet sich aber allmählich zu undeutlichen,

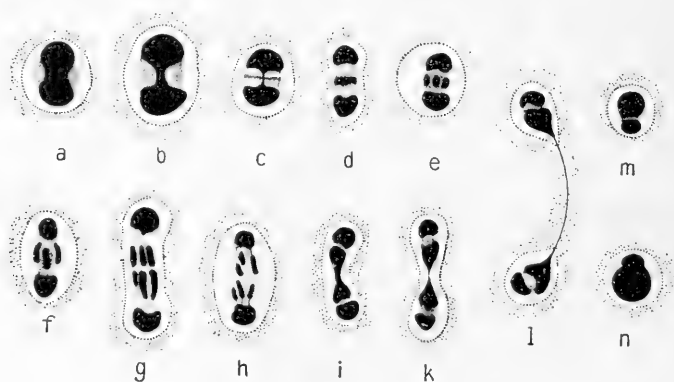


Fig. F.

Kernteilungsstadien von *Vahlkampfia limax* nach VAHLKAMPF, 1904.  
Schnittpräparate, Eisenhämatoxylin.

parallel verlaufenden Fäden, so daß es damit zu einer Spindelbildung kommt. Nach dem Auftreten der Spindelfasern sieht man in der Mitte, gleichweit von den Polkörpern entfernt und parallel zu ihnen staubförmige Chromatinkörnchen auftreten“ (Textfig. Fe) . . . „Es handelt sich um die erste Anlage der Äquatorialplatte.“ „Nachdem die Äquatorialplatte durch beständige Anlagerung von Chromatinkörnchen eine gewisse Ausdehnung erhalten hat (Textfig. Fd), ordnen sich die Körnchen durch Zusammenlagerung zu Chromosomen (Textfig. Fe, f). Die Zahl der Chromosomen beträgt stets drei, ihre Stellung ist parallel den Spindelfasern“ . . . „Die drei Chromosomen teilen sich nun in sechs ebenfalls längsgestellte Tochterchromosomen (Fig. Fg) und rücken in der Richtung nach den Polkörpern auseinander

ander (Textfig. Fh). Sie wachsen andauernd und nehmen dabei eine keulenförmige Gestalt an. Mit dem Wachstum wird ihr Abstand voneinander immer geringer, so daß schließlich eine Vereinigung innerhalb der Tochterplatten zustande kommt“ (Textfig. Fk). Während der Teilung haben sich die Polkörper immer mehr verkleinert; am Ende der Teilung sind sie mit den in eine kompakte Masse verschmolzenen Tochterplatten durch achromatische Substanz verbunden (Textfig. Fl), dann verschwindet diese und die ganze Hälfte der Teilungsfigur schmilzt zum Tochterbinnenkörper zusammen. „Jeder Tochterbinnenkörper entsteht mithin aus einer Tochterplatte, einem Polkörper und der halben Spindel.“ Neben diesen Bildern hat aber VAHLKAMPF noch andere erhalten, die nicht in die geschilderte Reihe hineinpassen und ihn zur Annahme eines zweiten Teilungsmodus veranlassen. „In vielen Fällen kommt die beschriebene Ausbildung von Chromosomen nicht zustande, sondern man beobachtet dann, daß der Vorläufer der Äquatorialplatte — die Ansammlung feinsten Chromatinkörnchen — sich verdichtet und nach den beiden Polkörpern sich verbreitert, ohne sich in Chromosomen zu differenzieren. Das Mittelstück teilt sich später durch einfache äquatoriale Durchschnürung“, so daß auf Stadien wie Textfig. Fd gleich Bilder wie Textfig. Fi folgen würden.

Die Kernmembran „bleibt während des ganzen Kernteilungsprozesses erhalten und schnürt sich, sobald sich die Tochterplatten eine gewisse Strecke voneinander entfernt haben, zwischen beiden ein, bis sie sich teilt und die beiden Tochterspindeln voneinander trennt“.

Nach dieser objektiven Beschreibung seiner Bilder versucht VAHLKAMPF eine Erklärung für die verschiedenen Vorgänge zu geben, die er jedoch „mit allem Vorbehalt“ ausspricht. Vor allem handelt es sich um die Frage, woher das Chromatin der Äquatorialplatte stammt. Er vermutet, „daß die Anlage und das Wachstum der Äquatorialplatte und das Wachstum der Chromosomen auf Kosten der Polkörper erfolgt“, und zwar denkt er sich, daß sich fortwährend an den zugewandten Flächen des Polkörpers kleinste Chromatinkörnchen ablösen, an den Spindelfasern entlang wandern und sich an Äquatorial- und Tochterplatten anlagern.

Vergleichen wir die Bilder VAHLKAMPF's mit unseren eigenen, so ergibt sich sofort die ungemeine Übereinstimmung in den Anfangs- und Endstadien der Teilung; vgl. Textfig. Fa—e und i—n mit Fig. 10, 13, 15 und am Ende der Teilung Fig. 26, 28, 30. Die

Gleichheit geht soweit, daß man geradezu die Bilder VAHLKAMPF's in unsere Bilderfolge einordnen könnte. So scheint es auch berechtigt, von unseren Objekten aus Kritik an der Deutung VAHLKAMPF's zu üben. Wenn bei der Streckung des Binnenkörpers und seiner hantelförmigen Einschnürung in der Furche um seine Mitte plötzlich eine mit Eisenhämatoxylin schwach färbbare („achromatische“) Masse auftritt, so kann sie nach VAHLKAMPF nur aus dem Binnenkörper stammen, da der Raum um ihn nur „Kernsaft“ enthält, ebenso müssen die stärker färbbaren Bestandteile der Äquatorialplatte von den Polkörpern hergeleitet werden. Die ROMANOWSKY-Präparate zeigen nun bei unseren Objekten mit voller Deutlichkeit, daß die Äquatorialplatte von der Außenkernmasse gebildet wird, die sich verdichtet und erst dadurch für die Eisenlackfärbung leichter darstellbar wird. Wir können also sicher annehmen, daß in dieser Hinsicht VAHLKAMPF's *Amoeba limax* tatsächlich mit unseren Amöben übereinstimmt, der Autor aber durch die Eisenlackfärbung getäuscht wurde. Eine entsprechende Täuschung liegt gewiß auch in den Bildern der Endstadien der Teilung vor: in Textfig. Fi—n wird der Zwischenkörper als Abkömmling der Äquatorialplatte aufgefaßt, seine beiden Hälften werden auf die Verschmelzung der Chromosomen der Tochterplatten zurückgeführt, während der hellere Streifen zwischen den Endanschwellungen des Zwischenkörpers und den Polkörpern die verkürzten „achromatischen Spindelfasern“ sein sollen. Ein Vergleich mit unseren Figg. 25—32 zeigt, daß gerade dieser helle Zwischenraum die Tochterplatten enthält, daß aber der Zwischenkörper die sich umformende und verdichtende Binnenkörperspindel darstellt, die sich nun mit Eisenhämatoxylin wieder stark imprägniert. Während der Spindelrest dann mit dem Polkörper verschmilzt (Textfig. Fm, n), wandelt sich die Tochterplatte wieder in aufgelockerte Außenkernmasse um und wird für die von VAHLKAMPF angewandte Färbungsmethode unsichtbar (vgl. Fig. 30—33).

Es bleiben nun nur noch die Chromosomenbilder von VAHLKAMPF (Textfig. Fe—h). Falls tatsächlich die „Chromosomen“ der Textfig. Fh in die Spindelrestkörper übergehen, was aber durch die von VAHLKAMPF beigebrachten Stadien nicht sicher belegt wird, können sie auch nicht identisch mit den aus Außenkernmasse entstandenen Kernfäden sein, sondern müssen Hämatoxylin schwärzungen der Binnenkörperspindel, zum Teil vielleicht im Anschluß an die Kernfäden, darstellen. Daß tatsächlich eine ausgiebige Schwärzung von Teilen der Spindel eintreten kann, ist uns aus unseren Präparaten

bekannt, und wir werden bei der Besprechung der GLÄSER'schen Bilder auf die Tatsache zurückkommen. Wenn aber in Wirklichkeit zwischen Textfig. Fh u. Fi eine größere Lücke klappt, als VAHLKAMPF annimmt, so kann es möglich sein, daß tatsächlich in Textfig. Fh die Kernfäden auf der Binnenkörperspindel gefärbt sind, ähnlich wie in unseren Figg. 15, 19 u. 24. In unserem Falle ist nun die Zahl der Fäden viel größer als 3, aber da könnte entweder die Schnittmethode VAHLKAMPF zu einer Unterschätzung der Chromosomenzahl veranlaßt haben, oder aber es liegt in der Tat eine Verschiedenheit zwischen nahe verwandten Formen vor, wie das ja auch bei Metazoen häufig vorkommt. Dieser Punkt läßt sich nach der VAHLKAMPF'schen Arbeit nicht entscheiden.

Einige Jahre später hat dann K. NÄGLER (1909, 1911) die Teilung einer Anzahl von kleinen Amöben beschrieben, die jedenfalls zum größten Teil der Limax-Gruppe angehören (*A. froschi* HARTMANN, *A. spinifera* NÄGLER, *A. lacertae* HARTMANN, *A. lacustris* NÄGLER, *A. horticola* NÄGLER, *A. albida* NÄGLER, *A. diploidea* HARTMANN et NÄGLER, *A. hartmanni* NÄGLER). Bei den Formen, von denen der Verfasser eine größere Anzahl von Stadien abbildet (*A. froschi*, *A. lacustris*, *A. albida*, *A. diploidea*), schließt sich das Bild der ganzen Teilung eng an den von VAHLKAMPF beschriebenen Typus an: einer hantelförmigen Durchschnürung des Binnenkörpers folgt die Bildung einer Spindel zwischen den beiden Polkörpern und auf diese die Bildung einer Äquatorialplatte. In ihr verdichtet sich nur bei *A. hartmanni* das Chromatin zu „Chromosomen“. Der Ansicht VAHLKAMPF's über die Herkunft der Substanz der Äquatorialplatte schließt sich NÄGLER für *A. froschi*, *A. spinifera*, *A. lacertae* und *A. hartmanni* völlig an; er glaubt auch, „daß von den an Größe immer mehr abnehmenden Polplatten das Chromatin in Form feinsten Körnchen nach der Mitte zu wieder abströmt“.

Die Kerne von *A. lacustris*, *A. albida* und *A. diploidea* enthalten in der Ruhe „Außenchromatin“ in der Kernsaftzone. Bei *A. lacustris* erwähnt NÄGLER eine „Anlagerung des Außenchromatins“ an die Äquatorialplatte. *A. albida* und *A. diploidea* scheinen nach Merkmalen ihres Plasmakörpers den Limax-Amöben ferner zu stehen (vgl. NÄGLER, 1909 u. 1911, p. 61); dennoch erinnern ihre Teilungsbilder stark an diese.

Bei *A. diploidea* „bildet das Außenchromatin anfangs eine ringförmige, körnige Zone in der Mitte des gestreckten Caryosoms, später wird es im Caryosom aufgenommen. Auf späteren Teilungs-

stadien schnürt es sich an den Enden wieder ab und hängt oft nur noch durch einen Verbindungsfaden mit der Caryosommasse zusammen“. Die Färbung, die NÄGLER anwandte, war, wie bei VAHLKAMPF, Eisenhämatoxylin. Die Rolle der Außenkernmasse hat er offenbar völlig verkannt, auch da, wo er das „Außenchromatin“ im ruhenden Kern wahrnahm. In den oben erwähnten späteren Teilungsstadien von *A. diploidea* wurden sogar augenscheinlich die Polkappen, die durch einen dünnen Faden mit den Enden des Spindelrestkörpers zusammenhängen (vgl. NÄGLER's fig. 112—116 mit unseren Figg. 26—30 und VAHLKAMPF's figg. in Textfig. Fk—n), mit Außenchromatin verwechselt, das sich an den Polen wieder von dem Caryosom ab-schnüren soll!

Betrachtet man nur NÄGLER's Figuren, so kommt man zur Überzeugung, daß es sich bei *A. diploidea* um eine Promitose handelt, die ganz ähnlich wie bei unserer *Vahlkampfia bistadialis* verläuft; in NÄGLER's fig. 113—116 sieht man zwischen den falsch gedeuteten Polkörpern und den Enden des Zwischenkörpers den Raum, in dem die Tochterplatten der Außenkernmasse liegen müssen. *A. horticola* scheint nach dem ganzen Teilungsverlauf (Fehlen von Polkappen und „Zwischenkörper“) nicht in die nächste Verwandtschaft der Limax-Amöben zu gehören.

In einer Hinsicht trug NÄGLER ein neues in der Folgezeit viel bestrittenes Moment in die Anschauung von der Amöbenteilung hinein: er versuchte nachzuweisen, daß bei jeder der untersuchten Formen der Binnenkörper ein Centriol enthalte, dessen Teilung den Anstoß zur Kernteilung gebe. „Das Centriol ist ein aktives Gebilde, das bei seiner hantelförmigen Teilung die aufgelockerte Chromatinmasse des Caryosoms vor sich herzuschieben scheint, solange bis die Tochtercentriolen an den Polen des längsgestreckten Kernes zur Ruhe kommen und der Verbindungsfaden, Centrodosome, sich auflöst“ (l. c., p. 15). NÄGLER kann sich „die Abbildungen VAHLKAMPF's zu Beginn der Kernteilung nur so erklären, daß er dieses Centriol bei der doch so nahe verwandten Form infolge ungenügender Differenzierung nicht gesehen hat“.

NÄGLER's Behauptung eines konstanten Vorhandenseins eines Centriols im Amöbenkern wurde besonders von GLÄSER und von ALEXEIEFF (1913a, b) sehr scharf kritisiert, während ihm ARAGÃO (1909), CHATTON (1910a, b) u. a. zustimmen. Diese Frage steht in sehr engem Zusammenhang mit HARTMANN's theoretischen Vorstellungen über die Konstitution des Amöbenkernes (vgl. HARTMANN, 1911;

HARTMANN u. v. PROWAZEK, 1907) und ist für die Auffassung des Protistenkernes sehr wichtig, aber sie kann nur auf Grund sorgfältigster vergleichender Untersuchungen entschieden werden. Uns scheint, wie auch GLÄSER u. A. hervorheben, der Beweis nicht erbracht, daß die Körnchen, die im Innern des Binnenkörpers gefunden werden können, tatsächlich die Bedeutung solcher Teilungsorganellen haben. Wir haben früher (vgl. S. 272, 274 f.) erwähnt, was wir von ihnen gesehen haben, und werden hier nicht ausführlich auf das Centriolenproblem eingehen. Jedenfalls sind die Limax-Amöben keine günstigen Objekte, um diese Frage zu entscheiden; denn wenn es sich hier auch tatsächlich um ein Centriol handeln sollte, so bleibt es dauernd im Innern des Binnenkörpers eingeschlossen, bzw. „verbackt mit dem Chromatin der Polplatten“ (NÄGLER), bezeichnet aber nie mit seiner Centrodeseose frei die Pole und die Achse der Teilung, wie dies möglicherweise bei manchen anderen Protisten der Fall ist.

In den nächsten Jahren erschien eine Reihe von wertvollen Arbeiten über die Kernteilung bei Limax-Amöben. Ohne die kurze Mitteilung von v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD (1909) zu kennen, beschrieben gleichfalls ARAGÃO (1909) und CHATTON (1910a) unabhängig voneinander, daß bei zwei Amöben, die offenbar der Limax-Gruppe angehören, die Äquatorialplatte nicht, wie VAHLKAMPF und NÄGLER glaubten, aus dem Binnenkörper hervorgeht, sondern aus „Außenchromatin“ sich bildet, das während der vorangehenden Stadien der Kernruhe, bzw. des Kernwachstums sich in der „Kernsaftzone“ der früheren Autoren findet.

Nach BEAUREPAIRE DE ARAGÃO (1909) finden sich bei *Amoeba diplomitotica* ARAGÃO im Außenkern stäbchenförmige Chromatinkörner von sehr großer Zahl in einem achromatischen Netzwerk (Linin) aufgehängt. Sie vereinigen sich zwischen den beiden aus dem „chromatinhaltigen Caryosom“ hervorgehenden Polkörpern zu einer Äquatorialplatte. Hier lassen sich die Chromatinkörner aber nicht als einzelne, sich durchteilende Individuen voneinander unterscheiden. Die ganze äquatoriale Chromatinmasse zerdehnt sich oder spaltet sich in zwei Tochterplatten, die nach den Polen rücken und dort das neue Außenchromatin bilden, indem sie sich rings um den Polkörper, den neuen Binnenkörper ausbreiten. ARAGÃO nimmt für *Amoeba diplomitotica* zwei verschiedene Teilungsarten an (daher der Name). Er faßt die eine als gewöhnliche, die andere als vereinfachte oder abgekürzte Kernteilung auf. Sehr wahrscheinlich erscheint

uns diese Annahme nicht. GLÄSER (1912, p. 72 f.) hat schon darauf hingewiesen, daß eine andere Seriiierung der Bilder den einheitlichen Verlauf einer gewöhnlichen Promitose vom *Limax*-Typus ergeben würden, während in den beiden Reihen von Teilungsstadien, die ARAGÃO aufstellt, verschiedene Stellen unklar bleiben.

Sehr ausführlich beschrieb CHATTON (1910a) unter Beigabe von offenbar sehr naturgetreuen Bildern die Teilung von *Amoeba mucicola* CHATTON, die er als (offenbar gelegentlichen) Schmarotzer im Kiemen-schleim von Lippfischen (*Symphodus tinca* L. und *S. melops* L.) fand. Nach Beschaffenheit und Bewegung des Zellkörpers wie nach Kernbau und Kernteilung gehört die Form in nächste Nähe der *Vahlkampfia limax*. Die Äquatorialplatte der Teilungsfigur, ein Substanzring ohne Gliederung in einzelne „Chromosomen“, entsteht durch Verdichtung einer von CHATTON als „Oxychromatin“ bezeichneten Masse, die sich im „Kernsafttraum“ vor Beginn der Teilung findet. Sie läßt sich während der Kernruhe mit Eisenlack allein nicht darstellen, färbt sich aber deutlich bei Gegenbehandlung mit Eosin oder Lichtgrün; sie überkleidet die Innenseite der Kernmembran und durchzieht in radiären Balken den Kernraum des Binnenkörpers; es sind dies die von v. WASIELEWSKI U. HIRSCHFELD (1909, 1910) zum erstenmal geschilderten Wabenwände der Außenkernmasse.

1912 gaben dann CHATTON U. LALUNG-BONNAIRE eine ganz entsprechende Schilderung der Teilung von *Vahlkampfia punctata* DANGEARD, der wir einige Figuren entnehmen (Textfig. G).

Der im Ruhezustand kuglige Kern (Textfig. Ga) und das Caryosom werden elliptisch (Textfig. Gb). In der Kernrandschicht sammelt sich das „eosinophile Chromatin“ in Form eines Ringes rings um die Mitte des Binnenkörpers an, der sich hantelförmig einschnürt (Textfig. Gc, d). Während die beiden Polkörper sich bis auf eine feine Verbindungsfaser voneinander trennen, entsteht zwischen beiden eine feine achromatische Spindel aus „Plastin“, das im ruhenden Caryosom mit dem „Chromatin“ innig vermengt ist und sich nun von dem in den Polkörpern angesammelten Chromatin sondert. Am Äquator der Spindel verdichtet sich das „periphere Chromatin“ (Außenkernmasse) zu einer Äquatorialplatte (Textfig. Ge), die sich in 2 Tochterplatten teilt. Diese wandern an die Pole (Textfig. Gf), und nachdem sich das ganze Kernbläschen durchgeteilt hat (Textfig. Gg), verschmelzen die Tochterplatten mit den Polkörpern zu dem neuen Caryosom.

Dieselbe Angabe, daß am Ende der Teilung die Substanz

der Tochterplatten sich mit den Hälften des Muttercaryosoms vereinige, machte CHATTON für *Amoeba mucicola*. Sie ist sehr wesentlich für die Deutung, die das „periphere Chromatin“, die Außenkernmasse, von seiten CHATTON's erfährt. „Die Abwesenheit des Oxychromatins in diesem Stadium zeigt, daß es sich innig vermischt mit der Substanz des Polkörpers und daß es sich auf ihre Kosten erst einige Zeit nach der Teilung wieder bildet“ (1910, p. 260). Somit wäre also nach CHATTON das „Chromatin des Außenkernes“ kein dauernder morphologischer Bestandteil des Kernes, sondern ginge nach jeder Teilung im Tochterinnenkörper auf. Ob das neue Außenchromatin sich von dem Caryosom abspaltet oder im Kernsaft Raum niederschlägt, wo es zur Darstellung kommt, läßt CHATTON offen, neigt aber zur ersten Auffassung.

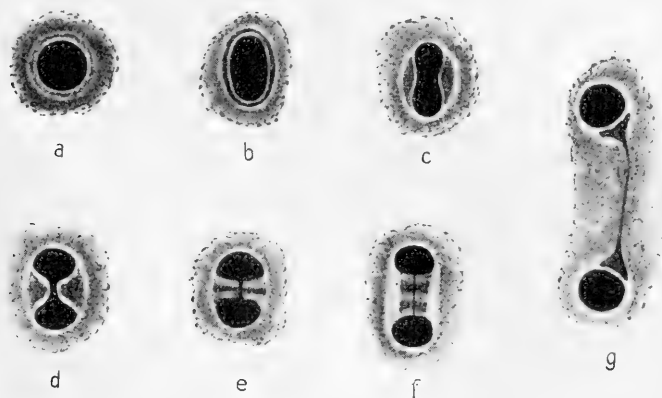


Fig. G.

Kernteilungsstadien von *Vahlkampfia punctata*, nach CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE, 1912.

Unsere Befunde bei *Vahlkampfia bistadialis* und *V. mutabilis* machen eine Kritik dieser Auffassung nötig. Offenbar haben die Endstadien der Teilung CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE zu derselben Täuschung Anlaß gegeben wie VAHLKAMPF: in den Stadien der Textfig. Gg (wie Textfig. Fk, l) wurden die dunkeln Enden des Zwischenkörpers von den Autoren als Herkömmlinge der Tochterplatten angesehen, während es sich in Wirklichkeit (vgl. unsere Tafelfig. 26—30) um die Enden der zusammengefallenen Binnenkörperspindel handelt. Die Substanz der Tochterplatten ist in dem Zwischenraum zwischen dem Spindelrest und dem Polkörper zu suchen und entzieht sich bei der nun folgenden Ausbreitung an der



Kernoberfläche wieder leicht der Darstellung mit Eisenhämatoxylin. Die Vereinigung der angeblichen Tochterplatte mit dem Polkörper ist somit nichts anderes als die Verschmelzung der beiden vom Mutterbinnenkörper herstammenden Teile: Polkörper und Spindelsubstanz.

In ähnlicher Weise, wie das CHATTON beschreibt, bestätigt auch ALEXEIEFF (1911, 1912 b, 1913 a), daß bei der Teilung der *Limax*-Amöben „die Äquatorialplatte in den meisten Fällen ausschließlich von dem peripheren Chromatin gebildet“ (1912 a) wird. Indessen glaubt er, daß in einigen Fällen (*Vahlkampfia limax*, 1911, 1912 a) eine gewisse Menge „Caryosomchromatin“ zu der Äquatorialplatte beigesteuert werde, deren Hauptmasse aber gleichwohl aus peripherem Chromatin sich bilde (vgl. auch S. 289 f.).

Sehr eingehend hat schließlich noch GLÄSER (1912) die Kernteilung von *Vahlkampfia tachypodia* GLÄSER untersucht und in der Analyse der einzelnen Stadien wohl alles geleistet, was sich mit der Eisenhämatoxylin-Methode allein erreichen läßt. In Textfig. H bringen wir eine kleine Auswahl aus seinen zahlreichen, jeden kleinen Übergang belegenden Figuren.

Bei der Vorbereitung zur Teilung sammelt sich das „Außenchromatin“ an einer Seite des Binnenkörpers an. Dieser streckt sich und wird von der Seite aus, an der das periphere Chromatin liegt, eingebuchtet. Das Außenchromatin ordnet sich zu Körnchenreihen, die in Längsrichtung die Einschnürungsstelle des Binnenkörpers umlagern (Textfig. Ha) und sich nach dessen Durchteilung als regelmäßige Tonnenfigur zwischen den beiden Polkörpern ausspannen (Textfig. Hb, c). Zu einem vollen Verständnis der folgenden Stadien konnte GLÄSER nach seinen Hämatoxylinpräparaten nicht kommen: „Zur Bildung einer Äquatorialplatte kommt es nicht. Und wenn man (in Textfig. Hd) ein Paar ‚Tochterplatten‘ vor sich sieht, so sind diese keineswegs in der üblichen Weise durch Spaltung einer Äquatorialplatte entstanden“. „Wenn man die Figur (Textfig. Hd) mit den vorhergehenden vergleicht, so fällt die starke Chromatinzunahme sofort auf, es erscheint mir daher wahrscheinlich, daß die einzelnen Kügelchen sich durch Teilung vermehren und daß . . . dieser Prozeß gerade einsetzt. Spindelfasern sind von jetzt ab nicht mehr vorhanden, dafür färbt sich die ganze Spindel schwach diffus“ (Textfig. He). „Die Polkörper beginnen sich aufzulockern. Die vorher so scharfe Sonderung des Außenchromatins von dem des Binnenkörpers kann sich dabei stark verwischen. Es ist hier die

Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß von den Polkörpern ein Abfluß des Chromatins nach der Mitte zu stattfindet. Ich persönlich glaube nicht, daß es der Fall ist, zumal später die Trennung wieder sehr deutlich wird.“ ... „Den eigenartigen ‚Zerfall‘ der Polkörper erkläre ich mir dadurch, daß sie einen großen Teil ihrer achromatischen und Nucleolarsubstanz (Linin und Plastin) an die Spindel abgeben. Darauf deutet die diffuse Färbung hin, die vorher nicht zu bemerken war.“ In den folgenden Stadien wird das „Chromatin zwischen den Polkörpern — wahrscheinlich unter Mitwirkung

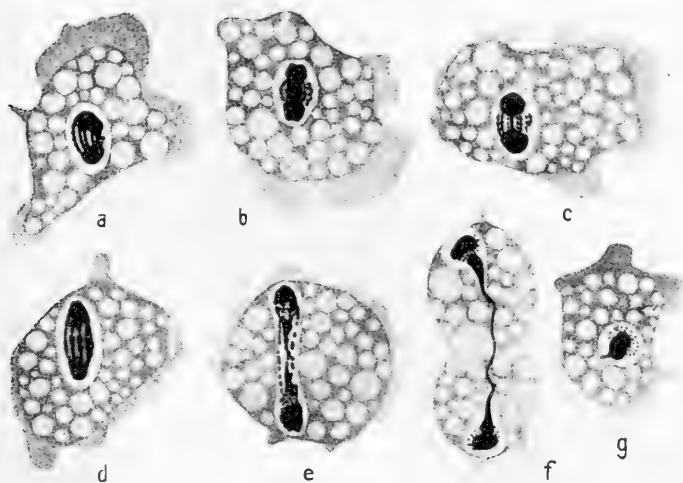


Fig. H.

Kernteilungsstadien von *Vahlkampfia tachypodia*, nach GLÄSER, 1912.  
Eisenhämatoxylin-Färbung.

von achromatischer Substanz — zu einem kompakten ‚Zwischenkörper‘ verschmolzen. Zugleich mit diesem Verbacken zu einem dicken Strang geht ein Abströmen des Chromatins vor sich und zwar nach den Polen zu (Textfig. Hf). Der Verbindungsstrang bekommt dadurch an seinen den Polkörpern benachbarten Enden konische Anschwellungen, und außerdem löst sich aus diesen das Chromatin in Form von Kügelchen los und erfüllt zunächst den Zwischenraum zwischen den Polkappen und den Anschwellungen. Dann tritt es in den freien Kernraum hinaus“ (Textfig. Hf). „Man erhält auf diesen letzten Stadien deutlich den Eindruck, daß der Zwischenkörper, der sich jetzt wahrscheinlich im Gelzustande befindet, eine stemmende Wirkung entfaltet.“ ... „Im Anfang ließ ich

mich durch die Fig. 46 (Textfig. Hg) zu der Annahme verleiten, daß nur ein Teil des Zwischenkörpers für das neue Außenchromatin verwendet würde und daß der andere mit dem Polkörper zu dem neuen Binnenkörper verschmölze.“ Doch kam GLÄSER von dieser Ansicht wieder ab: „Man sieht die Polkappen den Bau des ruhenden Binnenkörpers annehmen. Der Rest des Zwischenkörpers ist deutlich von ihm getrennt, stellt ein ganz kompaktes Gebilde dar und liegt in einer dichten Wolke von Chromatinkügelchen, die das neue Außenchromatin darstellen.“

Zum Schluß faßt GLÄSER seine Ansicht über den Mechanismus der Kernteilung dahin zusammen: „Zunächst sehen wir das Außenchromatin passiv dem Einfluß des Binnenkörpers folgen, dann aber tritt es selbst aktiv auf und schiebt nun seinerseits den Binnenkörper vor sich her. Es ist mir wahrscheinlich, daß das eigentlich tätige Element, die achromatische Substanz, auch in dieser zweiten Periode dem Binnenkörper entstammt, so daß dieser tatsächlich die ganze Kernteilung verursacht. Er ist das Äquivalent des Centrosoms der Metazoen.“

Die Bilder, die GLÄSER gibt, stimmen zu großem Teil völlig mit denen überein, die wir mit Eisenhämatoxylin-Färbung erhielten. Ein Unterschied zwischen beiden Arten scheint in den Anfangsstadien in der Art der Ansammlung der Außenkernmasse und der Durchschnürung des Binnenkörpers zu liegen. Bei *Vahlkampfia tachypodia* höhlt sich der Binnenkörper einseitig aus, während er sich bei unseren Objekten der Regel nach ringsum gleichmäßig einschnürt und solche einseitige Figuren selten sind (vgl. Fig. 10). Weiterhin zeigte bei uns die Außenkernmasse keine ausgesprochen grobkörnige Natur; doch sonst lassen sich unsere Figg. 10, 13, 15 ohne weiteres mit Fig. 30—36 (Textfig. Ha—c) von GLÄSER vergleichen. Auch in den Endstadien der Teilung, in denen CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE das Schicksal des „Außenchromatins“ entgangen war, hat es GLÄSER, ähnlich wie ARAGÃO, in Gestalt von Kügelchen wahrgenommen, die zwischen den konischen Anschwellungen des Verbindungsstranges und den Polkörpern liegen (Textfig. Hf, g). Nur in den Stadien der Meta- und Anaphase hat ihm seine Hämatoxylin-Färbung nicht gestattet, die „achromatische“ Binnenkörperspindel von dem „Außenchromatin“ in Äquatorialplatte und Tochterplatten zu trennen. Die Kernfäden, die sich in seinen figg. 33—36 (Textfig. Ha—c) schon so deutlich zu einem Zylindermantel ordnen, verschwanden ihm in der diffusen Färbung der Spindel. Die neue Außenkernmasse löst

sich in Wirklichkeit nicht von den Enden des Zwischenkörpers los, wie GLÄSER glaubt, sondern findet sich stets in Gestalt der Tochterplatten in unmittelbarer Nachbarschaft der Polkörper, wo sie sogar in GLÄSER's stark und unregelmäßig imprägnierten Spindeln (l. c., fig. 41—42, Textfig. He) manchmal deutlich zu erkennen ist — wenn man nämlich die Deutung dieser schwierigsten Stadien durch die ROMANOWSKY-Färbung an der Hand hat (vgl. unsere Figg. 15—29). Der „kompakte Zwischenkörper“, der die Polkörper und Tochterplatten auseinanderstammt, stammt, wie die ROMANOWSKY-Präparate zeigen, tatsächlich vom Binnenkörper her; somit bestätigt sich GLÄSER's Annahme über die aktive Tätigkeit der Binnenkörpersubstanz bei dem Auseinanderrücken der Polkörper vollständig. In bezug auf das Schicksal der Endanschwellung des Zwischenkörpers, des Spindelrestes, am Ende der Teilung, traf GLÄSER's erste Vermutung doch das richtige: sie verschmilzt in der Tat mit dem Polkörper.

Von neueren Autoren, die mehr gelegentlich einige Stadien der Teilung von *Limax*-Amöben beschrieben, sei nur WHITMORE (1911) erwähnt, der über einige Kulturamöben aus Manila berichtete. Von *Amoeba limax* subspecies M. I und subspecies M. II gibt er vereinzelte Bilder, die sich nicht einheitlich ordnen lassen und zwei verschiedenen Kernteilungstypen entsprechen sollen. Zum Teil erinnern sie an Figuren VAHLKAMPF's, zum Teil an NÄGLER's Abbildungen. Eine klarere Vorstellung kann man sich von der Teilung der *Trimastigamoeba philippinensis* WHITMORE machen, die nach ALEXEIEFF (1912c) nur ein 2geißeliges Flagellatenstadium besitzt und in die Gattung *Vahlkampfia* (bzw. nach ALEXEIEFF in die damit synonyme *Dimastigamoeba*; vgl. S. 257) gehört. Hier hat WHITMORE im Gegensatz zu seinen beiden *Limax*-Subspecies kein Centriol gefunden; die ganze Teilung soll am „Caryosom“ ablaufen, das angeblich Äquatorialplatte, Polkappen und Spindel liefert. Die beigegebenen Bilder entsprechen jedoch vollkommen denen von CHATTON und uns; und wenn man die vom Verfasser als „Abweichungen“ vom gewöhnlichen Gang der Promitose dargestellten Stadien mit in die Reihe einordnet, erhält man eine ganz gewöhnliche Promitose nach dem von uns ausführlich beschriebenen Typus. Die Beteiligung des Außenkerns wurde eben von WHITMORE, ebenso wie von VAHLKAMPF und NÄGLER, übersehen.

Die meisten Autoren beschreiben eine Kernmembran als äußeren Abschluß des Außenkerns und lassen den ganzen Teilungs-

vorgang sich innerhalb dieser Kernhülle abspielen. Nur NÄGLER (1909) betont das Fehlen einer Kernmembran um die „Kernsaftzone“ bei seinen Limax-Amöben: *A. froschi*, *A. spinifera*, *A. lacertae* u. *A. lacustris*. Manchmal wird von den Autoren die Kernhülle als scharfe Linie in den Figuren gezeichnet und steht während der Teilung, in der Form eines Kugelmantels verharrend, weit von der Spindel ab, die sich im Innern frei zwischen 2 Punkten der Kugeloberfläche ausspannt (CHATTON, 1910a, für *Amoeba mucicola*). Erst ganz zu Ende der Teilung schnürt sie sich durch. Meist aber erscheint die Kernmembran nur als feine äußere Begrenzung eines hellen Hofes, der auch die Teilungsfigur umzieht und sich ihrer Form anpaßt (VAHLKAMPF, CHATTON, LALUNG-BONNAIRE, GLÄSER). In diesen Fällen wird sie meist überhaupt nicht selbst eingezeichnet, so niemals in den so genauen Figuren von GLÄSER; sie wird nur erschlossen aus dem Vorhandensein der Lücke um die Spindelfigur. Wir konnten nur am ruhenden Kern mit entsprechender Differenzierung der HEIDENHAIN-Färbung eine feinste membranartige Abgrenzung des Außenkerns gegen das Zellplasma erkennen. Während der Teilung sahen wir auf gut fixierten Präparaten nur äußerst selten einen Hof um die Teilungsfigur und sind daher nicht geneigt, ihn für einen von einer Membran umhüllten Kernsafttraum zu halten, in dem die Teilung abläuft. Meist stößt die Zellmasse unmittelbar an Polkörper, Kernfäden und Binnenkörperspindel an. Wir glauben demnach, daß die feine Hülle des ruhenden Kernes lediglich eine Niederschlagsmembran ist, die an der Grenze zwischen der ruhenden, d. h. im Zelleben gerade tätigen, Außenkernmasse und dem Zellplasma entsteht, aber nicht ein selbständiges morphologisches Gebilde. Die Höfe um die Teilungsfigur lassen sich wohl durch eine Schrumpfung des umgebenden Plasmas erklären; ob dies allerdings auch bei den so regelmäßig geformten, kugligen Safträumen von *Vahlkampfia mucicola* (CHATTON) zutrifft, müssen wir offen lassen.

Überblickt man die ganze Reihe von Untersuchungen, die über den Verwandtschaftskreis der Limax-Amöben vorliegen, so kommt man zu dem Ergebnis, daß die Teilung bei allen genauer bekannten *Vahlkampfia*-Formen auf übereinstimmende Weise verläuft. ARAGÃO, CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE, ALEXEIEFF, GLÄSER und wir stimmen darin vollständig überein, daß die Äquatorialplatte der Außenkernmasse ihren Ur-

sprung verdankt, während die Polkörper und die Spindel dem Binnenkörper entstammen. Nur die Beziehung der Außenkernmasse zum Binnenkörper wurde von den früheren Autoren, die nur mit Eisenhämatoxylin-Präparaten arbeiteten, etwas verschieden aufgefaßt. Entweder wurde angenommen, daß das „Außenchromatin“ in den der Teilung vorangehenden Stadien noch einen Zuzug vom „Chromatin des Caryosoms“ erhalte, oder aber, daß am Ende der Teilung die Substanz der Tochterplatten mit in die Tochterbinnenkörper eingehe und erst später von neuem Außenchromatin gebildet werde. Demgegenüber hat die kritische vergleichende Bearbeitung von 2 Arten mit der HEIDENHAIN'schen Eisenlackmethode und der ROMANOWSKY-Färbung sicher ergeben, daß eine solche morphologische Wechselbeziehung zwischen Außenkern und Binnenkörper nicht besteht, daß beide dauernd selbstständige Kernkomponenten sind, die beide im ganzen Verlauf der Kernteilung und Kernruhe unvermischt nebeneinander fortbestehen.

Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß Wechselbeziehungen chemischer Art, Austauschvorgänge von Bau- oder Abbaustoffen, die sich nicht morphologisch-färberisch darstellen lassen, zwischen Binnenkörper und Kernrandschicht stattfinden. Wir müssen sogar solche zwischen den beiden Kernkomponenten sicher annehmen; welcher Art sie aber sind, darüber fehlt bis jetzt jeder Anhaltspunkt.

Die Leistungen des Binnenkörpers bei der Teilung kann man als die eines Teilungsorgans bezeichnen: er leitet durch seine Streckung und Einschnürung den Teilungsvorgang ein, aus ihm gehen die Teilungspole (Polkörper) hervor und zwischen ihnen die „Spindel“, die den Tochterplatten als Gleitbahn dient und die Polkörper mit den Tochterplatten auseinanderstemmt. Spindelrest und Polkörper vereinigen sich wieder in den Tochterbinnenkörpern.

Bei den von uns untersuchten Formen nimmt die Außenkernmasse eine typische Teilungsstruktur an (Kernfäden), und in dieser Form wird sie durch regelmäßige Durchteilung der einzelnen Strukturelemente auf die beiden Tochterkerne verteilt. Ob diese Bildung von Kernfäden in der Äquatorialplatte eine bei allen Vahlkämpfen vorkommende Erscheinung ist, läßt sich nach der bisher vorliegenden Literatur nicht entscheiden. Bei einigen Formen erscheint die Bildung von Kernfäden ziemlich sicher,

so bei *Vahlkampfia limax* und *Vahlkampfia tachypodia* GLÄSER, bei anderen nach den Bildern der Autoren wahrscheinlich, so bei *Vahlkampfia punctata* (nach CHATTON u. LALUNG-BONNAIRE, vgl. Textfig. G). Bei anderen Formen jedoch muß einstweilen offen bleiben, ob die angewandte Technik nur nicht geeignet war, die Kernfäden darzustellen, oder ob sich hier ein ungegliederter Äquatorialring einfach durchschnürt (*Vahlkampfia mucicola* CHATTON, *Vahlkampfia diplo-mitotica* ARAGÃO).

### 5. Kapitel. Über die Kernkonstitution der *Limax*-Amöben (*Vahlkampfia*); „Chromatin“ und „Achromatin“ im Amöbenkern.

Wir haben bei unserer Beschreibung des Teilungsverlaufes von *Vahlkampfia bistadialis* und *V. mutabilis* geflissentlich zur Bezeichnung der Kernbestandteile nur die reinen Formbezeichnungen „Binnenkörper“ und „Außenkern“ („Kernrandschicht“) gebraucht, welche eine genauere Begriffsbestimmung offen lassen. Auch bei der Behandlung ihrer Veränderungen bei der Teilung sprachen wir nur von den verschiedenen Zuständen der „Binnenkörpermasse“ und der „Außenkernmasse“. Jene läßt aus sich als morphologisch unterscheidbare Gebilde die „Polkörper“ und die „Binnenkörper-spindel“ hervorgehen; die Außenkernmasse nimmt bei der Teilung die besondere Teilungsstruktur der „Kernfäden“ („Außenkernfäden“) an. Damit sollte eine völlig voraussetzungsfreie Beschreibung der wahrnehmbaren Kernteile und Kernveränderungen ermöglicht werden; es erschien uns dies zweckmäßig, da die für Strukturteile der Metazoenzelle geprägten Bezeichnungen in der Protozoologie zumeist in sehr unbestimmter, häufig widersprechender Weise gebraucht werden und fast immer schon gewisse theoretische Vorstellungen in sich schließen. Wir haben nur bei dem Bericht über die Arbeiten anderer Autoren die Ausdrücke Chromatin, Chromosomen, Achromatin, Linin, Platin, Nucleolar-substanz in dem Sinne dieser Forscher gebraucht. Nun wenden wir uns der Frage zu, inwiefern wir beim heutigen Stand unserer Kenntnisse schon gewisse Strukturelemente im Kern der *Limax*-Amöben mit diesen Bezeichnungen belegen können, also wie weit wir schon den Kernapparat dieser einfachen Rhizopoden analysieren und mit Zellbestandteilen höherer Organismen homologisieren können. Eine allgemeine Erörterung der „Konstitution der Protistenkerne“, wie sie HARTMANN (1911), ausgehend von gewissen theoretischen

Vorstellungen, zu geben versuchte, liegt hier nicht in unserer Absicht und scheint uns auch verfrüht; es soll nur untersucht werden, was sich auf Grund der nunmehr recht eingehend bekannten Kernverhältnisse der *Limax*-Amöben über die Kernkonstitution der Vahlkampfen feststellen läßt.

Von den oben genannten cytologischen Begriffen ist der des „Chromatins“ unstreitig der wichtigste; an die Art seiner Anwendung knüpfen sich die weitgehendsten Spekulationen über die Konstitution der Protozoenzelle an. Auch in der Metazoenzellenlehre wird der Chromatinbegriff nicht immer streng und gleichartig gefaßt. So müssen wir kurz auf seine Begriffsbestimmung eingehen.

Ursprünglich bezog sich die Bezeichnung „Chromatin“ einfach auf die mit gewissen, vorwiegend basischen Farbstoffen (Karmin, Hämatoxylin, basischen Anilinfarben) stark färbbaren Teile des Kerngerüsts der Metazoenzelle. Die Frage nach der Ursache dieser Färbbarkeit führte im Verein mit Kenntnissen über die chemische Zusammensetzung chemisch analysierbarer Zellkerne (Spermaköpfe) zu einer Verschiebung des Chromatinbegriffes nach der chemischen Seite hin. Man führt die starke Färbung der „chromatischen“ Zellbestandteile zurück auf ihren hohen Gehalt an Nucleoproteiden, bzw. an Nucleinsäuren, die bei teilweiser Abspaltung von Eiweißkomponenten bei der Fixierung den betreffenden Teilen der gefällten organischen Masse einen stark sauren Charakter geben. So wird also Chromatin weiterhin definiert als „nucleoproteidhaltiger Bestandteil des Kerngerüsts“ („Kernnuclein“ ZACHARIAS). Die morphogenetische Untersuchung zeigt nun, daß in den Umwandlungen des Kernes von der Teilungsruhe zur Teilungsfigur und wieder zur Ruhe der Tochterkerne die Chromatinmasse sich in den Chromosomen vereinigt und dann wieder das chromatische Gerüst der Tochterkerne aus der Masse der Chromosomen hervorgeht. So wird das Chromatin zur „Chromosomensubstanz“.

Dieser morphogenetische Chromatinbegriff überwindet sogar den ursprünglichen färberisch-mikrochemischen. In gewissen Stadien der Kernruhe ist in manchen Kernen nur sehr wenig stark färbbare Substanz vorhanden. Beim Übergang von den Tochterchromosomen zum Ruhekern gehen aus der Substanz der Chromosomen nicht nur Kerngerüstteile mit starker Basenkapazität hervor, sondern zwischen diesen auch Teile, die sich nur mit sauren Farben ausgiebig darstellen lassen. Sie sind nicht „chromatisch“ im ursprünglichen



Sinne des Wortes, sie sind nicht als solche vorhanden in den Chromosomen der Teilungsfigur, aber sie entstehen aus ihnen durch Umbildung; deshalb werden auch sie als „Chromatin“ bezeichnet, und es wird unterschieden (M. HEIDENHAIN, vgl. seine Erörterungen in „Plasma und Zelle“ 1907) zwischen „Basichromatin“ (dem „Chromatin der Chromosomen“) und „Oxychromatin“, das sich nicht basisch färbt. So haben wir also zwischen 3 Chromatinbegriffen zu unterscheiden: 1. stark basisch färbbare Kernbestandteile, 2. nucleoproteidhaltige Kernbestandteile, 3. Substanz, die in die Chromosomen eingeht und von ihnen her stammt.

Der Gedankengang, der zu der letzten Fassung geführt hat, gibt ohne Zweifel der Chromatinforschung ihre große Wichtigkeit. Das Chromatin, als besonderer Bestandteil der Zelle, ist uns deshalb vor allen anderen wesentlich, weil es einen Hauptanteil hat am Aufbau der Einheiten des Zellkernes, denen wir im Zelleben die allergrößte Bedeutung zumessen. So schließt auch der Chromatinbegriff, so weit er in der Protozoenforschung mit einigem Bewußtsein gebraucht wird, immer die Homologisierung mit der Chromosomen-substanz höherer Geschöpfe in sich. Trotz dieser Entwicklung des Chromatinbegriffes gilt auch heute noch als Merkmal für Chromatin im allgemeinen nicht etwa der Nachweis eines morphogenetischen Zusammenhanges mit den Chromosomen, sondern allermeist einfach die Färbung mit gewissen primitiven „Kernfärbungen“. Ganz umsonst haben die erfahrensten Cytologen, wie A. FISCHER (1899), M. HEIDENHAIN (1907), ZACHARIAS (1909), NEMEC (1910), davor gewarnt, „alles, was sich mit den sogenannten Kernfarbstoffen tingiert, ohne weiteres als Chromatin zu bezeichnen und mit diesem Namen gleich ganz bestimmte Vorstellungen über die physiologische Funktion der betreffenden Substanzen zu verbinden“ (NEMEC). Diese Verflüchtigung des Chromatinbegriffes hat sich in der „Chromidienlehre“ so sehr bemerkbar gemacht und zu der umfassenden Kritik geführt, die neuerdings an ihr geübt wird (vgl. bes. JÖRGENSEN, 1913, und die da angeführte Literatur) und fast nichts an der ihr von GOLDSCHMIDT gegebenen allgemeinen Gestalt übrig gelassen hat.

Die verschiedenen Modifikationen des Chromatinbegriffes haben auch zu besonderen Vorstellungen über Chromatinverhältnisse der Protozoen geführt, die vor einer strengen Begriffsbestimmung nicht standhalten. Lediglich auf Grund ihrer Färbbarkeit werden gelegentlich die Masse des Binnenkörpers und des Außenkernes als „Basichromatin“ und „Oxychromatin“ einander gegenübergestellt

(CHATTON, 1910, 1912b), wobei es sich dann aber ergeben kann, daß hier das „Oxychromatin“ die Chromosomensubstanz vorstellt! Oder es wird ausgehend von einem anderen lediglich färberischen Gegensatz die mit der ROMANOWSKY-Mischung blau gefärbte Kernkomponente als „Cyanochromatin“, die sich rot färbende als „Erythrochromatin“ bezeichnet (LOEWENTHAL, 1909). Die Färbung mit basischen Farbstoffen färbt im Protistenkern vielfach mehr als die Substanzen, die bei der Chromosomenbildung verwandt werden; so tritt ein „Trophochromatin“ dem „Idiochromatin“ (= Chromosomensubstanz) gegenüber. Alle diese Feststellungen lassen die wirkliche Homologiefrage entweder völlig außer acht und gebrauchen die Bezeichnung Chromatin in einem allgemeineren Sinne, oder sie stützen die Behauptung der Homologie lediglich auf den Ausfall gewisser primitiver Kernfärbungen.

In bezug auf die Protistenzelle ist die Chromatinforschung wesentlich ungünstiger gestellt als gegenüber der Metazoen- und Metaphytenzelle, da eine mikrochemische Analyse noch kaum in ihren Anfängen steht und die morphogenetische Analyse besondere Schwierigkeiten für die Homologisierung findet, da die Kernteilungen der Einzelligen häufig so abweichend von den Verhältnissen bei Metazoen verlaufen. Aber um so strenger muß gefordert werden, daß als Chromatin nur bezeichnet wird, was sich der Chromosomensubstanz höherer Geschöpfe als gleichwertig erweisen läßt, und um so kritischer müssen die reinen Färbungsergebnisse behandelt werden.

Um zu klaren Ergebnissen zu gelangen, müssen wir nach demselben Ziele streben, das HEIDENHAIN für die Analyse der Kernbestandteile der Metazoen fordert: „Es kommt, wie man leicht sieht, alles auf möglichst reine Farbenreaktionen und auf eine möglichst genaue Darstellung der morphologischen Geschichte während der Mitose an“ (1907).

Eine sichere färberische Reaktion auf Chromatin haben wir weder für die Metazoen- noch für die Protozoenzelle. Jeder Chromatinfarbstoff färbt auch noch den einen oder anderen Bestandteil im Zellkörper mit, der sicher nicht aus Chromatin besteht. Wenn wir ein Chromatin färberisch von der Umgebung trennen können, „so beruht die Möglichkeit einer solchen Trennung nun allerdings auf chemischen Eigenschaften der Masse, aber nur auf solchen allgemeiner Natur, auf einer überwiegenden Säuren- und Basenkapazität; benutzt man diesen Umstand zur Herstellung differenter Färbungen,

so mag dies in gewissem Sinne ein Anfang der mikrochemischen Analyse durch Farbenreaktion sein, indessen ist es aber auch nur ein solcher“ (HEIDENHAIN).

Wenn wir auch keine spezifischen Chromatinfarben für die Untersuchung der Protozoenzelle besitzen, so muß doch danach gestrebt werden, die Kernbestandteile in möglichst reinen, gegensätzlichen Farbreaktionen darzustellen und die Teilungsveränderungen mit solchen Färbemethoden genau zu beobachten. Nur so können wir die Geschichte der verschiedenen Kernkomponenten ohne Vermischung und Verwechslung verfolgen und sagen, welche Bestandteile des Ruhekernes an der Bildung der Teilungsstrukturen teilnehmen, welche in die Bildungen eingehen, die wir als Homologe der Chromosomen ansehen müssen und wieder im Ruhekern aus ihnen hervorgehen. Nur so werden wir in den Stand gesetzt, über den Chromatingehalt eines Protozoenkernes ein Urteil abzugeben.

Auf diese Weise können wir dann auch ähnlich wie für die Metazoenzelle zu relativ-charakteristischen Chromatinfarben kommen, wenn wir die Strukturen, welche nach ihrem morphogenetischen Verhalten den Chromosomen der Metazoen homolog sind, diese Farben in einer großen Anzahl von Fällen regelmäßig aufnehmen sehen. Aber auch dann noch müssen wir im Auge behalten, daß die Farbenreaktion eines Kernbestandteiles sich während der verschiedenen Kernphasen ändern kann, sei es durch eine Wandlung der Dichte, sei es durch stoffliche Veränderungen, die unter Umständen nur verhältnismäßig nebensächliche allgemeine Charakteristiken der Kernmasse betreffen können, die im wesentlichen doch identisch bleibt (— so nimmt HEIDENHAIN an, daß zwischen dem Basichromatin und Oxychromatin kein tiefergreifender chemischer Unterschied besteht, sondern daß es sich um „phosphorreiche und phosphorarme Nucleine“ handle; „durch Aufnahme und Abgabe von Phosphor (Nucleinsäure, saure Gruppen) könnte eventuell auch die Färbbarkeit sich ändern“). Wenn wir aber tatsächlich zu konstanten, durch das ganze Kernleben gleichbleibende Farbreaktionen gelangen, so bedeutet das für unsere Einsicht in die Kernstruktur einen unschätzbaren Gewinn.

Bis jetzt ist die Ausarbeitung von reinen Farbreaktionen für die Protistenzelle erst in ihren Anfängen, und nur wenige bemühen sich darum. Die für Metazoen so wertvolle Methylgrün-Säurefuchsin-Färbung und die EHRLICH'sche Triacidfärbung haben

sich für Protisten nicht im selben Maß bewährt, wenigstens führen die bisher ausgearbeiteten Anwendungsweisen zu keinen in jeder Hinsicht vollwertigen Präparaten. Dagegen besitzen wir in der von ROMANOWSKY (1893) entdeckten Methode der Mehrfachfärbung mit Methylenblau-Methylenazur-Eosin eine für Protistenkerne ganz besonders brauchbare Kernfärbung, deren Bedeutung leider immer noch nicht genügend gewürdigt wird. Es kann hier natürlich nicht ausführlich auf die Geschichte der ROMANOWSKY-Färbung eingegangen werden; doch sei daran erinnert, daß es ROMANOWSKY zuerst gelang, mit einer Mischung von Methylenblau und Eosin die Kerne der Malariaplasmodien, welche bis dahin überhaupt nicht oder nur mangelhaft färbbar waren, scharf und kontrastreich darzustellen. ZIEMANN (1898) und NOCHT (1899) haben dann durch sehr umfangreiche und eingehende Färbestudien die Methode zum Allgemeingut der Protistenforscher gemacht. NOCHT hat den experimentellen Nachweis erbracht, daß bei der „Chromatinfärbung“ nicht das Methylenblau, sondern ein Zersetzungsprodukt von diesem, das sogenannte „Rot aus Methylenblau“, die Hauptrolle spielt; und MICHAELIS und GIEMSA stellten fest, daß „das chromatinfärbende Princip im ‚Methylenazur‘, einem zuerst von BERNSTEIN beschriebenen Derivat des Methylenblau zu suchen sei, welches bei dieser Färbung als amphochromes Farbsalz (Azur-Eosin) seine spezifische Wirkung entfaltet“ (GIEMSA, 1911, vgl. auch MICHAELIS, 1902, p. 141 ff.; u. 1904). ARGUTINSKY (1902) hat zuerst erfolgreich Feuchtpräparate mit der ROMANOWSKY-Methode hergestellt, und schließlich hat GIEMSA die Technik so bequem und zuverlässig gestaltet, daß seine Farblösung und sein Verfahren jetzt allgemein zugrunde gelegt werden (vgl. auch S. 267 f.).

Über den Wert der Färbung schreibt GIEMSA (1911): „Die Färbungsintensität der Chromatin- und Chromidialsubstanzen sowie vieler Granulationen erreicht durch kein anderes substantives Tinktionsverfahren einen derartig hohen Grad wie durch die ROMANOWSKY-Färbung“. GIEMSA sieht also, wie früher schon ZIEMANN, in der Tat in der Färbung mit dem „Rot aus Methylenblau“ („Methylenazur“) eine relativ spezifische Chromatinfärbung. Absolute Spezifität besitzt sie natürlich nicht; so zeigten zuerst v. WASIELEWSKI u. SENN (1900), daß bei Flagellaten neben einer intensiven Kernfärbung auch eine scharfe Darstellung ectoplasmatischer Zellbestandteile, wie des Geißelapparats, mit der basischen Rotkomponente der NOCHT'schen ROMANOWSKY-Mischung möglich ist. Auch verschieden-

artige Granulationen des Plasmas sind in Protozoen- und Metazoenzellen mit der ROMANOWSKY'schen Methode rot darstellbar.

Von den Untersuchern der *Limax*-Amöben wurden die Vorzüge verschiedener Färbemethoden bisher nur sehr wenig ausgenutzt. Außer v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD (1909, 1910) hat kein Untersucher die ROMANOWSKY-Färbung planmäßig verwandt, und so scheint es angebracht, die Angaben über den Gehalt und die Verteilung von „Chromatin“ und „Plastin“ auf Grund unserer eingehenden Untersuchung der ruhenden Kerne und des ganzen Teilungsverlaufes mit der Methylenblau-Methylenazur-Eosin-Methode zu prüfen.

Bisher wurden fast ausschließlich Eisenhämatoxylin-Präparate zugrunde gelegt, so von VAHLKAMPF, NÄGLER, CHATTON und GLÄSER. Als Chromatin wird angesprochen, was sich mit Eisenhämatoxylin stark färbt, bzw. bei der Differenzierung den Farbstoff lange festhält. Infolgedessen wird stets dem Binnenkörper ein erheblicher Chromatingehalt zugeschrieben („Basichromatin“ CHATTON), während der Außerkern als „chromatinfrei“ oder „chromatinarm“ („Oxychromatin“ CHATTON) bezeichnet wird. Wenn ein Teil des Kernes während der Teilungserscheinungen seine Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin ändert, so wird dies stets auf eine Ortsveränderung der chromatischen Substanz bezogen (Chromatinabgabe vom Binnenkörper an den Außerkern, ALEXEIEFF, CHATTON; Eingehen des Außenchromatins in den Binnenkörper am Ende der Teilung, CHATTON; Wanderung von Chromatin von den Polkappen nach dem Äquator der Spindel, VAHLKAMPF, NÄGLER).

ZACHARIAS (1910, p. 238) hat bereits diese bei Zellmorphologen häufige Auffassung kritisiert, „ohne weiteres anzunehmen, daß eine an irgendeinem Orte (b) in der Zelle auftretende Substanz von einem anderen Orte (a) nach b gelangt sei, wenn man nachgewiesen hat, daß eine Substanz mit bestimmter Reaktion (meist Färbungen) in einem früheren Entwicklungsstadium der Zelle sich bei a vorfand, bei b aber fehlte, während sie sich später vorzugsweise oder nur bei b findet. Es ist selbstverständlich, daß diese Annahme nicht zulässig ist, da dasselbe Resultat wie durch die angenommene Substanzwanderung auch erreicht werden kann dadurch, daß die Substanz bei a Veränderungen erleidet, während bei b eine Neubildung von Stoffen mit entsprechenden Reaktionen erfolgt“.

Eine ähnlich örtliche Sonderung wird meist angenommen, wenn sich aus einem Gebilde 2 Strukturen von verschiedener Speicherungs-

kraft für Eisenhämatoxylin differenzieren: für die Ausbildung der Spindel zwischen den beiden Polkörpern wird eine Sonderung des Binnenkörperchromatins von der „achromatischen Substanz“ des Binnenkörpers (seinem „Plastin“ oder „Pyrenin“) angenommen, die nun die Spindel bilde (VAHLKAMPF, CHATTON; GLÄSER: Abgabe von „achromatischer und Nucleolarsubstanz“ [„Linin“ und „Plastin“] von den Polkörpern an die Spindel während ihrer Streckung, vgl. S. 301).

Auf Grund der Eisenhämatoxylin-Präparate wurden also von verschiedenen Autoren folgende Angaben über den „Chromatin“- und „Achromatin“-Bestand der Kerne von *Limax*-Amöben gemacht. 1. Binnenkörper und Außenkern enthalten Chromatin. 2. Zwischen Binnenkörper und Außenkern findet ein verschiedenartiger Chromatinaustausch statt. 3. Im Außenkern ist ein Achromatin (Linin) vorhanden, das die „Chromatinkugeln“ verbindet. 4. Im Binnenkörper finden sich Chromatin und Achromatin („Plastin“ und „Nucleolarmasse“); er stellt also einen „Amphinucleolus“ dar.

Von diesen Behauptungen wurde die zweite schon durch die Beschreibung der Teilungserscheinungen von *V. bistadialis* und *V. mutabilis* als unzutreffend für diese beiden Arten dargetan und auch in dem vorangehenden Kapitel für die anderen *Limax*-Formen als unbewiesen zurückgewiesen. Aus allen bisherigen Angaben läßt sich vielmehr schließen, daß die Substanz des Binnenkörpers und die der Kernrandschicht mindestens während aller vegetativen Vorgänge bei allen *Limax*-Amöben dauernd voneinander morphologisch unabhängig und deutlich voneinander geschieden sind. Wenn man also eine von ihnen oder beide als Chromatine bezeichnet, so findet sicher kein irgendwie nachweisbarer Chromatinaustausch zwischen beiden statt. Schwieriger sind die Fragen nach der Zusammensetzung der beiden Kernkomponenten und nach dem Wert ihrer Substanzen zu entscheiden.

Fragen wir zunächst, in welcher Kernkomponente ist das Chromatin als Homologon der Chromosomensubstanz der Metazoen vorhanden, so kann uns die Färbung darüber von vornherein keine Auskunft geben. Jedenfalls ist die Eisenhämatoxylin-Färbung dazu gänzlich ungeeignet, „da hier vielzuviel physikalische Prozesse den eigentlichen chemischen Vorgang maskieren“ (v. PROWAZEK, 1910). Wer einmal selbst Keimzellen von Metazoen untersucht hat oder die Literatur hierüber durchsieht, weiß, wie stark und zäh Nucleolen und Dotterplättchen, die beide nichts mit der Chromosomensubstanz

zu tun haben, sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen können. Die Darstellbarkeit des „Außenchromatins“ mit Eisenhämatoxylin ist zweifellos ganz von dem Grade der Differenzierung abhängig. Auch die GIEMSA-Färbung kann an sich noch nicht über die Chromatinatur einer der beiden Kernkomponenten entscheiden; hierzu ist der Vergleich mit anderen Objekten und vor allem die morphogenetische Analyse nötig, die gerade durch diese Sonderungsfärbung möglich wird. Welche Kernkomponente macht nun Veränderungen durch, die der Chromosomenbildung der Metazoen entsprechen; welche Substanz des Kernes geht in typische Teilungsstrukturen ein, die den Chromosomen homolog gesetzt werden können? Im Binnenkörper findet keinerlei Differenzierung statt, die in diesem Sinne gedeutet werden könnte; im Außenkern entstehen die „Kernfäden“, die zur Teilung die ganze Außenkernmasse in sich aufnehmen. Solche fädigen Strukturen, die sich zu einer Äquatorialplatte anordnen, werden allgemein auch bei Protistenteilungen als „Chromosomen“ bezeichnet. Wir zögerten, dies ohne weiteres zu tun, und haben darum jenen allgemeineren Namen gewählt. Die Chromosomen sind besondere Teilungsstrukturen der höheren Tiere und Pflanzen, die durch ihre geregelte Teilung in der Äquatorialplatte der Spindel die gleichmäßige Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne bewirken. Darin sind ihnen nun die Kernfäden der *Limax*-Amöben vergleichbar. Aber an die Chromosomen knüpfen wir noch weitere wohlbegründete theoretische Vorstellungen an, die wir nicht mit gleicher Sicherheit für diese Kernfäden behaupten können. Die Chromosomen sind in konstanter Zahl bei jeder Tierspecies vorhanden, und wir halten sie für dauernde Individuen, die auch während der Kernruhe erhalten bleiben. Für Zahlenkonstanz und Kontinuität der Kernfäden unserer Amöben haben wir keine Beweise. Auch ihre Teilungsweise weicht etwas von der für Chromosomen der Metazoen und Metaphyten üblichen ab: sie teilen sich nicht der Länge nach durch, sondern zerschnüren sich quer zu ihrer Längsachse. Allerdings könnte man anführen, daß sie bei ihrer Entstehung fast kuglig oder kurz eiförmig sind, daß also ihre Längsstreckung und Zerdehnung schon Formveränderungen im Grunde bereits geteilter Einheiten sind. Aber wie dem auch sei, wenn wir auch nicht ohne weiteres von fertigen vollwertigen Chromosomen sprechen können und es vielleicht mit einer niedrigeren Ausbildung solcher Gebilde zu tun haben, so sind doch die Kernfäden die einzigen typischen Teilungsstrukturen, die den Chromosomen der

Metazoen entsprechen können und eine „mitotisch“ geregelte Substanzverteilung bewirken. Wir werden also jedenfalls mit Recht die Substanz der Kernfäden, die Außenkernmasse, die in sie eingeht und aus ihnen wieder entsteht, als „Chromatin“ ansprechen.

Dafür daß auch im Binnenkörper der *Limax*-Amöben Chromatin enthalten ist, sprechen weder die Färbungsergebnisse noch die morphogenetischen Vorgänge. Daß nicht dasselbe Chromatin wie im Außenkern im Binnenkörper vorhanden sein kann, wird durch den Ausfall der GIEMSA-Färbung und anderer Kontrastfärbungen zur Genüge dargetan. Aber es kann uns auch nichts veranlassen, etwa eine andere Modifikation des Chromatins im Binnenkörper anzunehmen. Die Schwärzung des Binnenkörpers mit Eisenhämatoxylin kann keinesfalls in diesem Sinne verwandt werden. Die morphogenetischen Vorgänge, die sich am Binnenkörper abspielen, erinnern aber in nichts an die typischen Chromatinstrukturen.

Als Hauptmasse des Binnenkörper wird im allgemeinen das Plastin genannt. Über die mit diesem Namen belegte Klasse von Körpern sagt GIEMSA (1911), dabei teilweise in Übereinstimmung mit PROWAZEK (1910 u. A.): „Die Plastine bilden die Haupts substanz der Innenkörper oder Caryosomen und entsprechen ungefähr den Nucleolarsubstanzen. Dem Eisenhämatoxylin gegenüber behaupten sie selbst bei intensivem Differenzierungsverfahren die höchste Affinität. Bei Feuchtpräparaten, die nach GIEMSA bereitet sind, erscheinen sie nach längerer Differenzierung in reinblauem Tone, und heben sich vom rotvioletten Kernchromatin deutlich ab.“

Diese Ausführungen treffen für die Kerne unserer *Limax*-Amöben vollständig zu. Wir sind jedoch etwas im Zweifel, ob der Ausdruck „Plastin“ für die Binnenkörpermasse auch zurecht besteht, da der Plastinbegriff, der unseres Erachtens überhaupt einer gründlichen Revision bedarf, in der Metazoen- und Metaphytencytologie eine gewisse chemische Charakterisierung erfahren hat, die, soweit uns bekannt, für die Binnenkörpersubstanz der Protisten nicht erwiesen ist. Bei den Kernen höherer Geschöpfe bezeichnet man als „Plastin“ (ZACHARIAS, 1882) die schwer löslichen Bestandteile des Kerngerüsts (vgl. HEIDENHAIN, 1907; ZACHARIAS 1910). ZACHARIAS, CARNOY u. A. stellten fest, daß nach Pepsinverdauung und alkalischer Extraktion der typischen phosphorhaltigen Kernstoffe ein dem Gerüst des Kernes entstammender schwer löslicher Körper zurückbleibt. Wahrscheinlich handelt es sich nicht um einen einheitlichen Stoff, sondern um ein Stoffgemenge, das vor der Hand noch nicht weiter chemisch zu



definieren ist. Zum Teil mindestens scheint es mit dem von REINKE im Zellplasma gefundenen schwer löslichen „Plastin“ identisch zu sein. Solange nun nicht mikrochemische Untersuchungen über die Binnenkörper der Amöben vorliegen, scheint es nicht ohne weiteres berechtigt, auf ihre Substanz den Ausdruck Plastin schlechtweg anzuwenden, zumal da ihr Vorkommen in einer einheitlichen, von der Chromatinstruktur gesonderten Kugel auch ihre morphologische Vergleichbarkeit mit den betreffenden Teilen des Kerngerüstes der höheren Geschöpfe in Frage stellt. Durch den Mangel mikrochemischer Angaben über die Binnenkörpermasse wird auch ein genauerer Vergleich mit den Nucleolarsubstanzen („Pyrenin“ mancher Autoren) anderer Zellen unmöglich, über die wir ja auch noch recht wenig wissen.

Wenn wir auch kein Chromatin im Binnenkörper annehmen können, so ist damit doch noch nicht gesagt, daß er aus einer einzigen gleichförmig verteilten Substanz besteht. Zunächst lassen wir die Frage offen, ob er ein Centriol als besonders organisierten Strukturteil einschließt. Wir haben ein Körnchen („Binnenkorn“) in seinem Innern häufig gefunden, aber, wie oben (S. 272, 274, 297) ausgeführt, über seine Natur nach den Ergebnissen an unseren beiden Amöben zu keinem sicheren Schluß kommen können. Eine weitere Differenzierung könnte man in den ringförmigen Entfärbungszonen und in der ungleichmäßigen Abgabe des Eisenhämatoxylin sehen. Beide Befunde beweisen aber nicht, daß im Binnenkörper 2 verschiedene Stoffe vorkommen, die im ruhenden Caryosom eine bestimmte, organisierte Struktur bilden. Der Unterschied in der Färbungsintensität, der die verschiedenen Schichten des Binnenkörpers voneinander unterscheidet, kann sehr wohl auf einer verschiedenen Dichte derselben Substanz beruhen, die als regelmäßige Anordnung im lebenden Binnenkörper besteht oder beim Fixieren sich einstellt. Für die Anwesenheit weiterer morphologischer Strukturen — außer vielleicht dem Binnenkorn — könnten nur noch die körnigen Bildungen angeführt werden, die bei der HEIDENHAIN-Entfärbung am Rande des Binnenkörpers auftreten. Bei der unregelmäßigen Schwärzung dieses Imprägnationsverfahrens möchten wir aber hier nicht an die Enthüllung einer Struktur glauben, die allen feineren substantiven Tinktionsverfahren verborgen bleibt.

Auch die Ausbildung der „Binnenkörperspindel“ zwischen den Polkörpern zwingt keineswegs zur Annahme einer „Entmischung“ von zwei Substanzen, die vorher im Binnenkörper eng miteinander ver-

mennt gewesen wären. Die Farbenreaktionen der Spindel, ihre Ausbildung und ihre Rückbildung und schließlich wieder die Aufnahme ihres Restes in den Tochterbinnenkörper machen es durchaus wahrscheinlich, daß es sich nur um morphologische Differenzierungen und Hand in Hand damit gehende Dichteänderungen der Binnenkörpermasse handelt.

Nachdem nachgewiesen wurde, daß der Außerkern der Limax-Amöben aus chromatischer Masse besteht, bleibt noch die Frage zu erörtern, ob der Außerkern vielleicht neben der Chromatinsubstanz ein achromatisches „Linin“ enthält, das entsprechend dem „Liningerüst“ („Plastingerüst“) anderer Zellkerne die chromatisch reagierenden Teile trägt, selbst aber nicht oder nur schwach färbbar ist. Unsere Präparate haben uns auch bei den stärksten Vergrößerungen kein ausgesprochen körniges Gefüge des Chromatins im Außerkern erkennen lassen. Bei bester Fixierung erscheinen die Wabenwände der Kernrandschicht homogen oder selten noch ganz fein alveolarisiert oder so dicht gekörnelt, daß kaum ein Zwischenraum zwischen den staubförmigen gefärbten Teilchen blieb. Auch beim Übergang zur Teilungsstruktur geht die Außerkernmasse nur durch ein immer dichter werdendes Waben- oder Netzwerk zum fast kompakten Äquatorialring und den Kernfäden über. Wo man im Gerüst oder an den Kernfäden größere Chromatinkörnchen sieht, handelt es sich gewiß um gröbere Chromatinansammlungen, die keine Beziehung zu feineren Strukturen der chromatischen Masse haben.

Der Kranz von „Chromatinkügelchen“, den GLÄSER an der Oberfläche des Außerkernes mit Eisenhämatoxylin erhielt, dürfte wohl sicher den dickeren Chromatinpartien der Kernrandschicht entsprechen, die der Entfärbung am längsten widerstanden; die „Lininfäden“, die nach GLÄSER zum Binnenkörper ziehen und die einzelnen Außenchromatinkugeln miteinander verbinden sollten, sind offenbar die übrigen, stärker entfärbten Teile des chromatischen Alveolenwerkes des Außerkernes. Ebenso sind wir auch geneigt, die Chromatinkörperchen und die sie verbindenden Lininfäden, die ARAGÃO im Außerkern von *Amoeba diplomitotica* beschreibt, für Fixierungs- und Färbungsprodukte zu halten. Wenn man mit M. HEIDENHAIN die chromatische Substanz aus kleinsten Granula besonderer Art („Chromatin-microsomen“, „Chromiolen“) bestehend denkt, so muß ja ohne Zweifel eine kontinuierliche Trägersubstanz vorhanden sein, eine „formgebende, sich gestaltende Substanz der Kernstruktur“, welche die Verteilung der Chromiolen in Wabenwände des ruhenden Kernes

bestimmt und sie bei der Teilung in die Kernfäden vereinigt. Irgend ein Anhalt hierfür ergab sich aber aus unseren Amöbenpräparaten nicht.

Diese Ergebnisse über die Kernkonstitution der Limax-Amöben lassen zunächst keine Verallgemeinerung auf andere Protozoen zu. Der Kernaufbau schwankt offenbar bei diesen in ungemein hohem Grade, oft bei Formen derselben Ordnung. Infolge der von den meisten Autoren angewandten einseitigen Methoden, die klare Farbenreaktionen der Kernbestandteile nicht ergeben, ist es nicht einmal möglich, die Kerntypen innerhalb der Gruppe der Amöben über den engen Verwandtschaftskreis der Limax-Amöben hinaus zuverlässig zu vergleichen. Doch scheint es nach einer Anzahl von Beschreibungen und Abbildungen in der Literatur, daß der Kerntypus: „chromatischer Außenkern — chromatinfreier, den Teilungsapparat liefernder Binnenkörper“ — weite Verbreitung bei Rhizopoden und Flagellaten besitzt, obwohl er nicht selten falsch gedeutet wurde (vgl. auch KÜHN u. v. SCHUCKMANN, 1911, 1912, 1913). Jedenfalls ergibt sich die Notwendigkeit, noch zahlreiche Formen mit vervollkommneter Technik zu untersuchen, bevor eine allgemeine Theorie der Kernkonstitution der Protisten durchgeführt werden kann. Zur klaren Unterscheidung der verschiedenen Kernbestandteile ist die sachgemäße Anwendung der ROMANOWSKY-Färbung unentbehrlich; sie sollte nie vernachlässigt werden.

### Schluß.

Unsere Ergebnisse über die Kernkonstitution und die Kernteilung der Limax-Amöben (Gattung: *Vahlkampfia*, = *Dimastigamoeba*?) können wir kurz folgendermaßen zusammenfassen: Der Kern besteht aus einem „Außenkern“ („Kernrandschicht“) und einem Binnenkörper, die dauernd morphologisch selbständig sind. Der Außenkern enthält das Chromatin des Kernes. Die chromatische Substanz bildet im Ruhekern eine alveolarisierte Schicht um den Binnenkörper und wandelt sich bei der Teilung in eine Reihe von „Kernfäden“ (Chromatinfäden) um, die in einer Äquatorialplatte angeordnet sind. Durch Streckung und Durchschnürung der Kernfäden entstehen die Tochterplatten, aus denen durch Verschmelzung und schaumige Auflockerung der Fäden die Außenkernmasse der Tochterkerne entsteht. Der Binnenkörper ist chromatinfrei; er enthält vielleicht regelmäßig ein

„Binnenkorn“ (Centriol?); seine Masse liefert bei der Teilung die „Polkappen“ („Polkörper“) und die „Binnenkörperspindel“ („Binnenkörpersäule“). Am Ende der Teilung verschmelzen Spindelrest und Polkörper zum Tochterbinnenkörper. Der Binnenkörper kann somit als Teilungsapparat des Kernes angesehen werden. *Vahlkampfia mutabilis* n. sp. enthält im Außerkern regelmäßig einen Chromatinkörper („Randkörper“), der sich bei der Teilung mit den Kernfäden in die Äquatorialplatte einstellt und mitteilt; seine Hälften rücken hinter den Tochterplatten her nach den Polen und bilden die Randkörper der Tochterkerne.

Dezember 1913.

### Literaturverzeichnis.

---

- ALEXEIEFF, A., 1911, Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes du groupe limax, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 70.
- , 1912a, Sur le stade flagellé dans l'évolution des Amibes limax, I. Stade flagellé chez *Amoeba punctata* DANGEARD, *ibid.*, Vol. 72.
- , 1912b, Sur les caractères cytologiques et la systématique des Amibes du groupe limax (*Naegleria* nov. gen. et *Hartmannia* nov. gen.) et des Amibes parasites des Vertébrés (*Proctamoeba* nov. gen.), in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 39.
- , 1912c, Quelques remarques complémentaires sur la systématique des Amibes du groupe limax. Sur le genre *Sappinia* DANGEARD, *ibid.*, Vol. 37.
- , 1912d, Quelques remarques à propos de la spécificité parasitaire. Sur le véritable nom de *Cryptobia* (= *Trypanoplasma*) intestinalis et sur celui du *Trypanosome* pathogène des Mammifères; quelques autres questions de synonymie chez les Protozoaires, in: Zool. Anz., Vol. 41.
- , 1913a, Systématisation de la mitose dite „primitive“. Sur la question du centriole, in: Arch. Protistk., Vol. 29.
- , 1913b, A propos de la question du centriole chez les Amibes limax, in: Zool. Anz., Vol. 42.
- DE ARAGÃO, BEAUREPAIRE, H., 1909, Über eine neue Amöbenart, *Amoeba diplomitotica*. Beitrag zum Studium der Kernteilung bei den Amöben, in: Mem. Inst. OSWALDO CRUZ, Vol. 1.
- ARGUTINSKI, 1902, Malariastudien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 39.
- BONNEVIE, K., 1910, Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5.
- CALKINS, G. N., 1912, Genera and species of *Amoeba*, in: Trans. 15. intern. Cong. Hygiene Demography, Washington.
- CAULLERY, M., 1906, Sur un Amöbien parasite de *Peltogaster curvatus* KOSSM., in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 41.

- CHATTON, E., 1910a, Protozoaires parasites des branchies des Labres: *Amoeba mucicola* CHATTON, *Trichodina labrorum* n. sp., in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 5.
- , 1910b, Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amöbiens. Faits et théories, *ibid.*, Vol. 5.
- , 1912, Sur quelques genres d'amibes libres et parasites. Synonymie, homonymie, impropriété, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 37.
- , 1913, Sur l'étude d'*Amoeba* (*Vahlkampfia*) *punctata* DANGEARD, à propos d'une note de M. ALEXEIEFF, in: Zool. Anz., Vol. 41.
- CHATTON, E. et LALUNG-BONNAIRE, 1912, Amibe limax (*Vahlkampfia* n. gen.) dans l'intestin humain. Son importance pour l'interprétation des amibes de culture, in: Bull. Soc. Path. exot., Vol. 5.
- DANGEARD, P., 1910, Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieures, in: Botaniste, Vol. 11.
- DUJARDIN, 1841, Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires, Paris.
- FISCHER, A., 1899, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena.
- FROSCH, 1897, Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben, in: Ctrbl. Bakteriöl., Vol. 21.
- GIEMSA, G., 1904, Eine Vereinfachung und Vervollkommnung meiner Methylenazur-Methylenblau-Eosin-Färbung, *ibid.*, Abt. 1, Orig., Vol. 37.
- , 1909, Über die Färbung von Feuchtpräparaten mit meiner Azur-Eosin-Methode, in: Dtsch. med. Wochenschr., No. 40, p. 1751.
- , 1910, Zur Färbung von Feuchtpräparaten und Schnitten mit der Azur-Eosin-Methode, in: Ctrbl. Bakteriöl., Vol. 54, 1. Abt., Orig.
- , 1911, Fixierung und Färbung der Protozoen, in: Handb. pathog. Protoz., Lief. 1.
- GLÄSER, H., 1912, Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms, in: Arch. Protistk., Vol. 25.
- GOLDSCHMIDT, R., 1907, Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp., *ibid.*, Suppl. 1.
- GRUBER, A., 1881, *Dimorpha nutans*. Eine Mischform von Flagellaten und Heliozoen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 34.
- HARTMANN, M., 1911, Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre, Jena.
- , 1913, Flagellata, in: Handwörterbuch Naturwiss., Vol. 3.
- HARTMANN, M. u. K. NÄGLER, 1908, Copulation bei *Amoeba diploidea* mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin.
- HARTMANN, M. u. S. v. PROWAZEK, 1907, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom, in: Arch. Protistk., Vol. 10.
- HEIDENHAIN, M., 1907, Plasma und Zelle. Erste Abteilung, Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse (Handb. d. Anat. d. Menschen, herausg. v. K. v. BARDELEBEN), Jena.

- JÖRGENSEN, M., 1913, Zellenstudien III. Beitrag zur Lehre vom Chromidialapparat nach Untersuchungen an Drüsenzellen von *Piscicola*, in: Arch. Zellforsch., Vol. 10.
- KLEBS, G., 1893, Flagellatenstudien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 55.
- KLEMENSIEWICZ, R., 1903, Über Amitose und Mitose. Untersuchungen an Wanderzellen, Eiterzellen und frei lebenden amöboiden Zellen, in: Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol., Vol. 33.
- KÜHN, A. u. W. v. SCHUCKMANN, 1911, Über den Bau und die Teilungserscheinungen von *Trypanosoma brucei*, in: SB. Akad. Wiss. Heidelberg.
- , 1912, Cytologische Studien an Trypanosomen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2.
- , 1913, Über die Morphologie von *Prowazekia*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 20.
- LÖWENTHAL, W., 1909, Notizen über *Opalina ranarum* nebst Bemerkungen über die Unterscheidung von Erythro- und Cyanochromatin, in: Arch. Protistk., Vol. 13.
- MICHAELIS, L., 1901, Das Methylenblau und seine Zersetzungsprodukte, in: Ctrbl. Bakteriöl., Vol. 29.
- , 1902, Einführung in die Farbstoffchemie für Histologen, Berlin.
- MOUTON, 1902, Recherches sur la digestion chez les amibes et sur leur diastase intracellulaire, in: Ann. Inst. PASTEUR, Vol. 16.
- NÄGLER, K., 1909, Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben, in: Arch. Protistk., Vol. 15.
- , 1911, Studien über Protozoen aus einem Almtümpel. I. *Amoeba hartmanni* n. sp. Anhang: Zur Centriolfraße, *ibid.*, Vol. 22.
- NEMEC, B., 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge etc., Berlin.
- NOCHT, 1899, Zur Färbung der Malariaparasiten, in: Ctrbl. Bakteriöl., Vol. 25.
- V. PROWAZEK, S., 1910, Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen), Leipzig u. Berlin.
- PUSCHKAREW, B., 1911, Zur Technik des Amöbenstudiums, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 28.
- , 1913, Über die Verbreitung der Süßwasser-Protozoen durch die Luft, in: Arch. Protistk., Vol. 28.
- SCHARIDINGER, F., 1899, Der Entwicklungskreis einer *Amoeba lobosa* (*Gymnamoeba*): *A. gruberi*, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 108.
- SCHRIDDE, H., 1905, Die Darstellung der Leucocytenkörnchen im Gewebe, in: Ctrbl. allg. pathol. Anat., Vol. 16.
- VAHLKAMPE, E., 1904, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden, in: Arch. Protistk., Vol. 5.
- V. WASIELEWSKI, TH., 1911, Über Amöbennachweis, in: Münch. med. Wochenschr., Jg. 1911, No. 3.

- v. WASIELEWSKI, TH. u. L. HIRSCHFELD, 1908, Über den Einfluß der Fulguration auf die Lebensfähigkeit von Zellen, *ibid.*, 1908, No. 37.
- , 1909, Zur Technik der Amöbenuntersuchung, in: *Hygien. Rundsch.* 1909, No. 16.
- , 1910, Untersuchungen über Kulturamöben, in: *Abh. Akad. Wiss. Heidelberg, math.-naturw. Kl.*, Jg. 1910, 1 Abh.
- v. WASIELEWSKI u. SENN, 1900, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenbluts, in: *Ztschr. Hygiene*, Vol. 33.
- WHERRY, W. B., 1913, Studies on the biology of an Amoeba of the Limax Group. *Vahlkampfia* sp. No. I, in: *Arch. Protistk.*, Vol. 31.
- WHITMORE, E. R., 1911, Studien über Kulturamöben aus Manila, *ibid.*, Vol. 23.
- WÜLKER, G., 1911, Die Technik der Amöbenzüchtung, in: *Ctrbl. Bakteriol.*, I. Abt. 1., Refer., Vol. 50.
- ZACHARIAS, E., 1882, Über den Zellkern, in: *Bot. Ztg.*
- , 1910, Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern, in: *Progressus Rei Botanicae*, Vol. 3.
- ZIEMANN, 1898, Über Malaria und andere Blutparasiten, Jena.



### Erklärung der Abbildungen.

---

Alle Figuren auf Taf. 15—17 sind bei 2000facher Vergrößerung (Ap.-Imm. 1,5; Komp.-Ok. 12) mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat gezeichnet. S.-A. = Sublimat-Alkohol-Fixierung; O. = Osmiumsäure-Fixierung; E.-H. = Eisenhämatoxylin; BR. = Bordeaux-Rot; R. = ROMANOWSKY-Färbung.

#### Tafel 15.

##### *Vahlkampfia bistadialis* PUSCHKAREW.

Fig. 1 u. 2. Amöben mit Ruhekernen.

Fig. 1. O., R.

Fig. 2. S.-A., R.

Fig. 3 u. 4. Kerne besonders großer Amöben mit deutlicher Schichtung des Binnenkörpers und Binnenkorn; S.-A., R.

Fig. 5. Amöbe mit Ruhekern; S.-A., E.-H., BR.

Fig. 6. Vorbereitung zur Kernteilung: Streckung des Binnenkörpers; O., R.

Fig. 7. Anhäufung der Außenkernmasse um den Äquator des Binnenkörpers; O., R.

Fig. 8. Gleiches Stadium wie Fig. 7, Schichtung des Binnenkörpers, Binnenkorn hantelförmig; S.-A., R.

Fig. 9 u. 10. Hantelförmige Einschnürung des Binnenkörpers.

Fig. 9. O., R.

Fig. 10. S.-A., BR., E.-H.

Fig. 11. Äquatorialring der Außenkernmasse; O., R.

Fig. 12. Gliederung des Äquatorialringes in einzelne Chromatinkörper; O., R.

Fig. 13. Ähnliches Stadium wie Fig. 12; S.-A., E.-H.

Fig. 14—16. Äquatorialplatte (Mutterplatte) der Kernfäden. Fig. 14 u. 16 O., R. Fig. 15 S.-A., E.-H.: zwischen den Polkörpern (Polkappen) die Binnenkörperspindel, von den Kernfäden mantelförmig umgeben.

Fig. 17. Streckung der Kernteilungsfigur; O., R.

Fig. 18. Beginn der Durchschnürung der Kernfäden; O., R.

Tafel 16.

*Vahlkampfia bistadialis* PUSCHKAREW.

Fig. 19. Weiteres Stadium der Spindelstreckung; S.-A., E.-H.

Fig. 20. Durchschnürung der Kernfäden; O., R.

Fig. 21. Auseinanderrücken der Tochterplatten; O., R.

Fig. 22, 23. Weitere Streckung der Binnenkörperspindel; O., R.

Fig. 24. Späteres Anaphasestadium; S.-A., E.-H.

Fig. 25. Beginn der Einschnürung der Binnenkörperspindel; O., R.

Fig. 26. Einschnürung und stärkere Färbbarkeit der Binnenkörperspindel; S.-A., E.-H.

Fig. 27—29. Sanduhrform des Spindelrestes (Zwischenkörpers).

Fig. 27 S.-A., R.; Fig. 28 S.-A., E.-H.; Fig. 29 O., R.

Fig. 30, 31. Umformung des Spindelrestes: die Mitte wird zu einem dünnen Faden, die beiden Enden zu kugligen Knöpfchen, die sich mit den Polkörpern vereinigen; Verschmelzung der Kernfäden in den Tochterplatten. Fig. 30 S.-A., E.-H.-BR.; Fig. 31 O., R.

Fig. 32. Ausbreitung der Außenkernmasse über die Tochterbinnenkörper; O., R.

Fig. 33. Tochterkerne im Übergang zu der Ruhekernstruktur, Durchschnürung des Plasmakörpers; O., R.

Fig. 34—35. Zweikernige Amöben; Teilung beider Kerne; O., R.

Fig. 34. Ansammlung der Außenkernmasse um den Äquator des Binnenkörpers.

Fig. 35. Äquatorialplatte beider Kerne.

Tafel 17.

Fig. 36. *Vahlkampfia bistadialis* PUSCHKAREW.

Fig. 37—51. *Vahlkampfia mutabilis* n. sp.

Fig. 36. Synchrone Anaphasen in einer zweikernigen Amöbe; O., R.

Fig. 37—39. Amöben mit Ruhekernen.

Fig. 37. O., R.

Fig. 38. S.-A., E.-H.-BR.

Fig. 39. S.-A., E.-H.; stark differenziert.

Fig. 40 u. 41. Beginn der Kernteilung, Streckung und Einschnürung des Binnenkörpers; Ansammlung der Außenkernmasse um den Äquator; O.-R.

Fig. 42. Verdichtung der Außenkernmasse im Äquatorialring, Randkörper hantelförmig eingeschnürt; O.-R.

Fig. 43. Äquatorialplatte; O.-R.

Fig. 44. Streckung der Kernfäden; O.-R.

Fig. 45. Anaphasestadium, Zurückbleiben des Randkörpers in der Teilung hinter den Kernfäden; O.-R.

Fig. 46 u. 47. Späte Anaphasestadien, in Fig. 47 Auseinanderrücken der Randkörperhälften. Fig. 46 O.-R.; Fig. 47 S.-A., R.

Fig. 48 u. 49. Sanduhrartige Einschnürung der Binnenkörper-spindel; O.-R.

Fig. 50. Tochterkern, in dem Polkörper und Spindelrest sich vereinigen, kurzer Rest des Verbindungsfadens, die Tochterkernfäden sind zu einer alveolarisierten Masse verschmolzen; O.-R.

Fig. 5. Ausbreitung der Außenkernmasse auf dem Tochterbinnenkörper; O.-R.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Farben der Vogelfedern.

## I. Die Grünfärbung auf Grundlage der Blaustruktur.

Von

**Günther Kniesche.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle a./S.)

**Mit Tafel 18—21 und 5 Abbildungen im Text.**

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung und Literatur . . . . .	327
Material und Methoden . . . . .	329
Bau der Kästchenzellen . . . . .	333
Die Verbreitung der Kästchenzellen in den Federn . . . . .	337
Die Entstehung der Kästchenzellen . . . . .	339
Ursachen der grünen Farbe der Vogelfedern . . . . .	341
Der Einfluß der Radian auf die Bildung der grünen Farbe . . .	349
Unterschied zwischen grünen Federn beim männlichen und weiblichen Vogel . . . . .	350
Über den Einfluß des Ramus auf die Farbe der Feder . . . .	351
Über die phylogenetische Stellung der grünen Farbe der Feder zu den anderen Farben . . . . .	353
Zusammenfassung . . . . .	355

### Einleitung.

Über die Grünfärbung der Vogelfedern liegen verhältnismäßig wenig Mitteilungen vor. FATIO gibt 1866 in seiner Arbeit: Des

diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes, an. daß bei blauen und auch bei grünen Federn sich unter der Rindenschicht eine Lage von großen polygonalen Zellen befindet, welche er mit einem „Email“ vergleicht. Er benennt diese Federn im Gegensatz zu den plumes optiques (den metallisch glänzenden) plumes émaillés. 1844 stellte KRUKENBERG in seiner Arbeit: Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und Farben eine Reihe von Pigmenten zusammen, die in den Federn vorkommen. Er erwähnt das grüne Pigment der Bananenfresser, gibt Aufschlüsse über die gelben und braunen Pigmente in den Federn der Paradiesvögel, Spechte und Papageien. Er spricht aber immer nur von Pigment allein und nicht von dem Zusammenwirken der Pigmente mit der Farbstruktur. 1890 hat HAECKER<sup>1)</sup> in seiner Arbeit: Über die Farbe der Vogelfedern, darauf aufmerksam gemacht, daß das Grün der Federn auf verschiedene Weise entstehen kann. Abgesehen von den Fällen, in denen grünes Pigment die Hauptrolle spielt, soll nach HAECKER Grün sich bilden: durch Hinzutreten von gelbem Pigment zu den die Blaufärbung bewirkenden Schirmzellen (*Calyptomena viridis*), durch Trübung gelber Federn infolge Auftretens von braunem Pigment und dadurch, daß sich schwarze Federn unter gelbe lagern. In einer weiteren 1902 erschienenen Arbeit, die HAECKER zusammen mit dem Freiburger Physiker MEYER verfaßte, wird gesagt, das Grün entstände vorwiegend durch die kombinierte Wirkung der Luftfüllung einer gewissen Schicht der Markzellen, welche bezüglich ihres Aussehens schon sehr an die Kästchenzellen (Schirmzellen) erinnern, der Gelbfärbung der Rindenschicht und der Braunfärbung der Federstrahlen.

Da die Ansichten über das Entstehen der grünen Farbe (es wird im folgenden immer nur von nicht metallisch glänzenden grünen Farben die Rede sein) in den Federn noch nicht vollständig geklärt war, so erschien es angebracht, dieses Thema genauer zu bearbeiten. Die Anregung hierzu wurde mir von Herrn Prof. Dr. HAECKER, Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Halle, dem ich für seine Bereitwilligkeit und Unterstützung mit Rat und Tat außerordentlichen Dank schulde. Ebenso möchte ich an dieser Stelle Herrn Geheimrat DORN für seine Aufklärung physikalischer Fragen und Herrn Prof. Dr. GEBHARDT für die Her-

1) Vgl. HAECKER, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890. HAECKER und MEYER, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Syst., 1902.

stellung der Mikrophographien meinen Dank sagen. Die Herren cand. zool. HONIGMANN und ROSENBAUM haben mich außerordentlich verpflichtet durch ihre Unterstützung bei der Herstellung der bunten Zeichnungen. Das Material wurde mir in liebenswürdiger Weise von Herrn Prof. HAECKER zur Verfügung gestellt. Es entstammt der Vogelsammlung des Zoologischen Instituts der Universität Halle-Wittenberg. Diese Sammlung ist besonders reich an Vogelmaterial aus Südamerika, das BURMEISTER von seinen Reisen mitbrachte. Die einheimischen Vögel stammen meistens aus selbst gesammelten Material sowie aus der faunistischen Sammlung und der Balgsammlung des genannten Instituts.

### Material und Methoden.

Bei einer vorläufigen Untersuchung stellte sich sehr bald heraus, daß die von HAECKER u. MEYER im Jahre 1902 einwandfrei festgestellten „Kästchenzellen“ (Email bei GADOW, Schirmzellen bei HAECKER 1890) als Träger des trüben Mediums (Blaustruktur) eine viel größere Verbreitung in den Federn allgemein und bei den grünen speziell finden, als vorher angenommen wurde. Daher sah ich mich genötigt diese Kästchenzellen mit ihrer Blaustruktur und in ihren Einzelheiten noch genauer zu studieren, als es bisher geschehen ist, um eine genügende Unterlage für die Betrachtung der grünen Federn zu gewinnen. Die Kästchenzellen der blauen Federn zeigen sich unter dem Mikroskop im auffallenden Lichte meist als eine einzige, dicht unter der Rinde gelegene mosaikartige Schicht viereckiger, vieleckiger, runder oder ovaler Zellen (vgl. z. B. Taf. 18 Fig. 12), die bei auffallendem Licht eine gleichmäßig blaue Farbe aufweisen. In durchfallendem Lichte erscheinen uns die Zellen gelblich bis rotbraun, je nach Stärke und Zahl der Zellen (Taf. 20, Fig. 1 b, c), und bilden infolge der gleich zu besprechenden Luftverteilung, wie HAECKER u. MEYER schon feststellten, ein trübes Medium im Sinne der Physiker, d. h. es handelt sich um ein Gemenge zweier in diesem Falle durchsichtiger Mischungen, welches die Eigenschaft hat, im auffallenden Lichte vorzugsweise blaue Strahlen zu reflektieren, im durchfallenden Lichte gelblich-rot bis rotbraun zu erscheinen. Über die Anordnung der Zellen in der Feder wird weiter unten genauer berichtet werden. Daß diese Kästchenzellen wirklich die Träger des blauen Lichtes (trübes Medium) sind, kann man mit Leichtigkeit feststellen, indem man die obersten

Schichten der blauen Federn, die sogenannte Rindenschicht und die Kästchenzellen, abkratzt oder abschneidet. Es entstehen dann sofort an der Stelle, die der Schnitt getroffen hat, schwarze oder braune Stellen, das Pigment, das in den tiefer gelegenen Markzellen gelagert ist, ist frei geworden und scheint durch. HAECKER u. MEYER vermuteten, daß das trübe Medium, das die Kästchenzellen bilden, dadurch zustande kommt, daß die dicke, durchweg verhornte Wandung der Kästchenzellen von sehr feinen Röhrchen (Durchmesser =  $0,3 \mu$ , *Malurus pectoralis*), die mit Luft gefüllt sind, ganz und gar durchsetzt, so daß eine sehr feine Verteilung von Luft im Horn und damit ein trübes Medium zustande kommt. Es war mir also hiermit ein Anhaltspunkt gegeben, an dem ich angreifen konnte. Es gelang bei der Voruntersuchung in der Tat, in den Kästchenzellen Strukturen zu sehen, welche mit der größten Wahrscheinlichkeit als Röhrchen angesprochen werden konnten, und zwar, wenn man Schnitte von gehöriger Dicke ( $20\text{--}30 \mu$ ) in recht dicken Canadabalsam einlegte. Dann konnte offenbar der Canadabalsam nur sehr langsam in die außerordentlich feinen Kanälchen eindringen, er erhärtete schon im Anfangsstadium des Eindringens, so daß ich öfters eine feine Strichelung mit der Immersion feststellen konnte. Der Canadabalsam hat nach den Versuchen von HAECKER u. MEYER denselben Brechungsexponenten (1,52) wie die Zellwandssubstanz, das Horn der Feder. Deswegen verschwindet die beschriebene, beim langsamen Eindringen des Balsams sichtbar werdende Struktur, nachdem er ganz eingedrungen ist, vollständig. Um nun den wirklichen Nachweis zu führen, daß es sich bei dieser Struktur tatsächlich um Röhrchen und Kanälchen handelt, mußte eine Flüssigkeit gefunden werden, die einen von der Hornsubstanz verschiedenen Brechungsexponenten hatte und die die wünschenswerten Eigenschaften zum Ausfüllen der Kanäle zeigte.

Es wurden nun bei sehr verschiedenen blauen Federn mit allen möglichen Flüssigkeiten die Kästchenzellen injiziert. Das Federmaterial bestand zumeist aus alten Bälgen, manches wurde auch von frischen Vögeln genommen, es stellte sich jedoch absolut kein Unterschied heraus, ob die Feder intra vitam oder post mortem genommen wurde. Es standen mir zur Verfügung blaue Federn von:

*Vireolanius pulchellus*

*Melopsittacus undulatus*

*Phyllornisicterocephalus*

*Alcedo ispida*

*Garrulus glandarius**Corvus cyanocorax**Kitta thalassina**Malurus pectoralis**Cotinga amabilis**Pitta maxima*

Von diesen wurden bald als die brauchbarsten erkannt die mit besonders großen Kästchenzellen versehenen Federn von *Malurus pectoralis*, *Alcedo ispida* und *Pitta maxima*. Bei der letzteren kam noch hinzu, daß die Rami (Federäste erster Ordnung) fast ohne Radii (Federstrahlen zweiter Ordnung) waren, so daß durch letztere beim Schneiden keine Schwierigkeiten entstanden. Die Federn oder Teile derselben wurden, nachdem allerhand Methoden probiert worden waren, ohne sie erst in Xylol zu bringen, direkt in flüssiges Paraffin von größter Härte gebracht, sehr schnell unter fließendem Wasser abgekühlt und gehärtet und sogleich geschnitten. Aufgeklebt wurde meist mit der gewöhnlichen Wasser-Aufklebe-Methode oder nach der Methode von SCHÄLLIBAUM. Es gelang mir auf diese Weise, bei dem sehr spröden Material Schnitte von  $2\frac{1}{2}$ — $3\mu$  herzustellen. Je nachdem wurden dann die Schnitte mit der Versuchsflüssigkeit behandelt oder in Canadabalsam eingebettet. Es wurde jedoch auch viel mit den ungeschnittenen Rami gearbeitet. Sie wurden zwischen zwei Glasplatten gequetscht, oder es wurde die Spitze der Rami abgeschnitten, damit die Flüssigkeiten besser eindringen konnten.

Die Versuche mit Flüssigkeiten von höherem oder niedrigerem Brechungsexponenten als das Horn (Mastix, Methylalkohol, Creosot, Schellack, Terpentin, Photoxylin, konz. wäss. Phosphor-Wolframsäure, konz. wäss. Phosphor-Molybdänsäure, Ricinusöl, Cedernöl u. v. a. m.) zeigten bald trotz ihrer Mannigfaltigkeit, daß sie zu keinem Ergebnis führen würden. Denn entweder drangen die Flüssigkeiten zu schnell ein und zeigten dann nur einen Moment die Kanälchen als feine Strichelung, oder sie drangen überhaupt nicht ein. Es wurde deshalb versucht, die Federn mit der Luftpumpe zu evakuieren, ihnen also die zur Erzeugung des trüben Mediums notwendige Luft zu entziehen, um dann in die so entleerten Kanälchen leichter die betreffende Flüssigkeit hineinzubringen. Der Direktor des Halleischen Physikalischen Institutes, Herr Geheimrat Prof. Dr. DORN, besaß die außerordentliche Liebenswürdigkeit, mir eine Luftpumpe (Quecksilberpumpe) zur Verfügung zu stellen. Die blauen Federteile wurden in ein Glasröhrchen gebracht und so stark evakuiert, als es



überhaupt möglich war, dann wurden die Röhren zugeschmolzen. Dabei zeigte es sich, daß die Federn ihre blaue Farbe beibehielten, trotzdem sie nur noch Spuren von Luft enthalten konnten, eine Erscheinung, die wohl darin ihre Erklärung findet, daß der Brechungs-exponent des Vacuums derselbe ist wie der der Luft. Die Röhren wurden dann in ein Gefäß mit der betreffenden Injektionsflüssigkeit gebracht und ihre Spitze unter dem Spiegel der Flüssigkeit abgebrochen, so daß die Flüssigkeit sehr schnell eindrang und auch die Federn füllte. Das Resultat war dasselbe, es zeigten sich keine guten Bilder. Ein anderer Weg mußte also eingeschlagen werden.

Es war von vornherein klar, daß man die Kanälchen sehen mußte, wenn ihre Wandung gefärbt oder mit einem Niederschlag versehen wurde. Verschiedene Färbungsmethoden wurden deshalb angewendet, alle bekannten Färbemittel färbten aber auch die Hornsubstanz vollständig mit, so daß auch hiermit kein Resultat erzielt werden konnte. Auch die Niederschlagsmethoden von GOLGI und die Methoden zur Ausfüllung der Knochenkanälchen erzielten keinen Erfolg. Es mußte eine Flüssigkeit gefunden werden, die so fein verteilt einen Stoff in Lösung enthielt, daß dieser in die Röhren eindringen konnte und sich, nachdem die Flüssigkeit verdunstet war, an den Wänden der Kanälchen niederschlug. Nach vielem Probieren kam ich auf eine beliebig dicke Lösung von farblosem Spirituslack. Die Federn wurden an den Spitzen der Rami beschnitten und 1—2 Tage in den Lack gelegt, dann herausgenommen und getrocknet. Die Federn behielten dabei ihre blaue Farbe, nur daß diese nicht mehr so intensiv war. Dann wurden die Federn schnell in absolutem Alkohol abgewaschen, damit die oberste Hornschicht frei von Lack wurde, und in Canadabalsam eingebettet oder mit dem Mikrotom geschnitten. Bei letzterem Verfahren mußte darauf geachtet werden, daß die Federn möglichst schnell im Paraffin wieder abgekühlt wurden, damit der an den Wänden der Kanälchen niedergeschlagene Lack nicht zum völligen Schmelzen kam. Bei dieser Methode zeigte sich die feine und feinste Struktur der Kästchenzellen vorzüglich. Manche der Zellen wurden zwar nicht ganz von Lack ausgefüllt und erschienen dann im Mikroskop durchsichtig oder teilweise getrübt. Andere Zellen waren halb ausgefüllt, oder nur der Hohlraum war gut gefüllt und die Wandung leer, oder umgekehrt. Gerade diese scheinbaren Mängel ergaben die verschiedensten Bilder in den verschiedensten Stadien und erleichterten so die Beobachtung sehr. Sehr oft war es auch möglich, den Vorgang des Eintrocknens

des Spirituslackes zu beobachten. Auch die hier erwähnte Methode hat nicht immer gleichmäßig deutliche Bilder ergeben, und vor allem ist es nicht möglich, auf den Mikrophotographien die Verhältnisse so wiederzugeben, daß ein skeptischer Beurteiler sich ohne weiteres überzeugen ließe. Denn die Gestalt der Zellen und der unregelmäßige Verlauf der Röhren bringt es mit sich, daß bei Einstellung einer Ebene die gesamten Verhältnisse niemals in schematischer Weise zum Vorschein kommen, aber beim Vergleich zahlreicher Bilder kommt man zu der festen Überzeugung, daß es sich tatsächlich um gerade und gewundene zylindrische Röhren handelt.

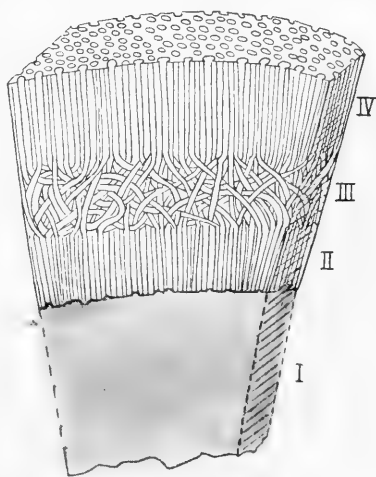
### Der Bau der Kästchenzellen.

Die Kästchenzellen sind in 4 Abschnitte zu zerlegen. (Siehe beigegebenes Schema A.)

- I. Ein Hohlraum im Innern.
- II. Zone der Kanälchen, die an den Hohlraum sich ansetzen wie die Stacheln eines Seeigels.
- III. Zone der knäueiförmigen Kanalabschnitte und unregelmäßigen Zerklüftung.
- IV. Zone der Kanälchen, die von der Oberfläche der Zelle radiär auf den Hohlraum zugehen.

Zu I wäre zu bemerken:

Der Hohlraum im Innern der Kästchenzellen ist je nach der äußeren Wand der Zelle kugelförmig, eiförmig, würfelig oder unregelmäßig. Er erscheint bei dünnen Schnitten demgemäß als Kreis, Oval, Viereck oder Vieleck. In der ganzen Feder betrachtet, wirkt er, wenn er allein mit Luft gefüllt ist und die Röhren ein anderes Medium enthalten, wie eine in Canadabalsam eingeschlossene Luftblase, als silbrige Kugel (Taf. 20 Fig. 1). Ist die ganze Zelle einschließlich der Röhren noch mit Luft gefüllt, so sieht man



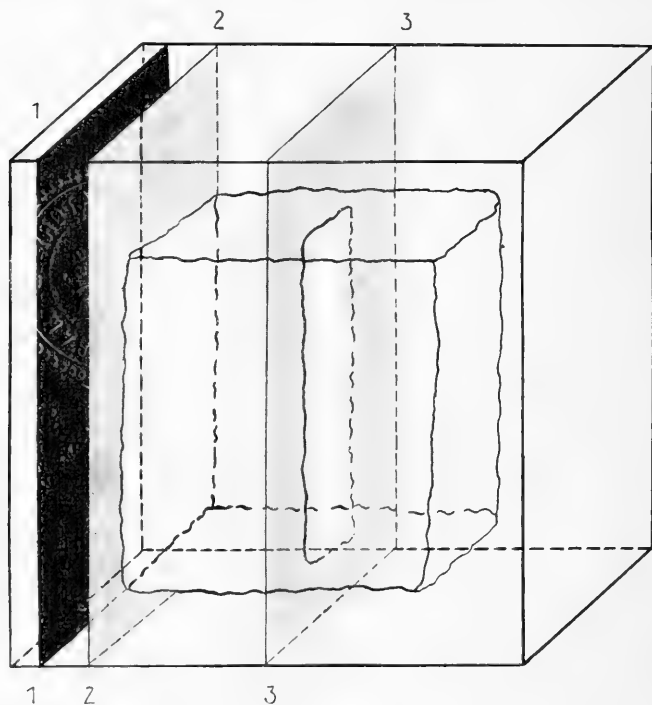
Schema A.

den Hohlraum in der in durchfallendem Licht bräunlich erscheinenden Kästchenzelle als scharf abgegrenzten Körper (s. Taf. 20 Fig. 1b und

Photographie Taf. 21 Fig. 1). Wenn die Zelle dagegen ganz mit Canadabalsam gefüllt ist, ist er nicht oder fast gar nicht zu erkennen (s. Taf. 20 Fig. 1a und Photographie Taf. 21 Fig. 1).

Zu II wäre zu bemerken:

Die Länge der zylindrischen Kanälchen, die vom Hohlraum ausgehen, ist bedingt durch die Stärke der Wandung, so daß also bei dünner Wandung (vgl. das Schema C bei *a*) die Kanälchen der



Schema B.

Zone II sich mit denjenigen der Zone IV vereinen, also die Wandung glatt durchbrechen. Ist die Wandung stärker (vgl. das Schema C bei *b*), so erstrecken sich die Kanälchen der Zone II meist bis in das erste Drittel der Wandung, dann gehen sie über in die Zone III.

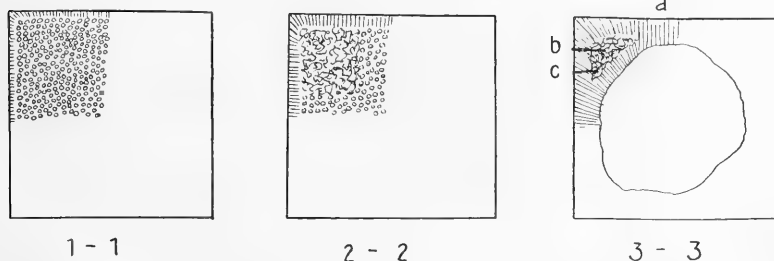
Zu III wäre zu bemerken:

In dieser Zone zeigen die Kanälchen einen ähnlich verschlungenen Verlauf wie etwa die Kanälchen in der Rinde der Säugetierniere. Zwischen ihnen liegen aber unregelmäßige Spalten und Klüfte. Das ganze Bild ist wiederum abhängig von der Stärke der Wandung:

je schwächer die Wandung ist (vgl. Schema C bei *c*), umso leichter kann man bei verschiedener Einstellung ein Kanälchen der Zone II verfolgen, bis es in mehreren oder weniger Windungen übergeht in die Kanälchen der Zone IV. Ist die Wandung stärker (vgl. Schema C bei *b*), so treten in der Übergangszone zwischen II und IV öfters unregelmäßige Klüfte und Spalten in den Vordergrund.

Zu IV wäre zu bemerken:

Die Kanälchen, die von der Oberfläche der betreffenden Zelle ausgehen, sind ungefähr ebenso lang wie die der Zone II. Sie sind in sehr vereinzelt Fällen nach der Außenfläche zu gering trichterförmig ausgebildet.



Schema C.

Vergegenwärtigen wir uns also diese 4 Zonen, wie sie uns bei gewissen Schnitten durch die Zelle oder gewisser Einstellung theoretisch entgegentreten.

Legen wir einen Schnitt (s. Schema B u. C) in der Ebene 1—1 durch die Zelle, so erhalten wir eine Fläche Hornsubstanz, die einem gelochten Blech oder einem Sieb mit runden Löchern ähnelt, sie zeigt uns eine mehr oder weniger regelmäßig mit runden oder ovalen Poren versehene Scheibe. Nur am Rande erhalten wir Röhrchen in Längsschnitt.

Schnitt 2—2 gibt ein verändertes Bild. Die Ränder zeigen uns Kanälchen im Längsschnitt, die Mitte wird von einem mehr oder weniger regelmäßigen Kreuz von Poren durchsetzt sein, und die Zwischenräume zeigen sich als unregelmäßige Risse und Kanäle, event. auch als Poren, wenn ein solches Kanälchen senkrecht zu seiner Achse getroffen wurde.

Schnitt 3—3 zeigt uns ein ähnliches Bild, nur daß in der Mitte ein Hohlraum sichtbar wird.

Die Bilder auf Taf. 21 zeigen uns einige dieser Stadien, wie sie

sich in Wirklichkeit dem Auge darbieten. So sehen wir auf dem Bild No. 1 (Photographie eines Ramusschnittes von *Pitta maxima*) Kästchenzellen in 4 verschiedenen Stadien und zwar die Zellen *a* ganz gefüllt mit Canadabalsam. Die Wirkung des trüben Mediums ist aufgehoben, wir sehen Zellen mit sehr schwacher Umgrenzung und sehr wenig hervortretenden Hohlraum. Kästchenzelle *b* ist noch ganz mit Luft gefüllt, abgesehen davon, daß sich bereits an der Wandfläche der Röhrchen ein dünner Niederschlag von Lack gebildet hat, der Balsam ist nur am Rande der Zelle in die Röhrchen eingedrungen, so daß wir sogar auf der Photographie recht deutlich die radiär gerichteten Kanälchen sehen. Kästchenzelle *c* zeigt uns eine ebenso mit Lack gefüllte Zelle, in die der Balsam schon bedeutend weiter eingedrungen ist. Wir sehen am oberen Rand noch deutliche Röhrchen, die sich aber bald in einem Gewirr von Poren, gewundenen Kanälchen und Klüften verlaufen. Kästchenzelle *d* zeigt den Prozeß noch weiter fortgeschritten, ist aber auf der Photographie nicht scharf geworden, da man ja immer nur eine Ebene einstellen kann.

Die Fig. 1 auf Taf. 20 soll das ergänzen, was man auf der Photographie nur schwer oder gar nicht sehen kann. Die Kästchenzellen *b* und *c* zeigen ungefähr dasselbe wie auf der Photographie, man sieht hier aber noch die oben erwähnte rotbraune Färbung in durchfallendem Licht (trübes Medium). Zelle *d* zeigt diese Färbung nicht mehr, weil nur noch die Kanälchen der Zone II und der Hohlraum Zone I mit Luft gefüllt sind, das trübe Medium also nicht mehr so stark wirken kann. Hier sehen wir also direkt auf die Kanälchen, die uns demgemäß als Poren eines unregelmäßigen Siebes erscheinen. Zelle *e*, die in der Photographie so gut wie gar nicht zu sehen ist, gibt uns ein eigenartiges Bild, sie ist von einem oberflächlichen Schnitt gerade getroffen worden. Der Canadabalsam hat gut eindringen können, und man sieht nicht nur am Rande der Zelle, sondern auch um den als Luftblase wirkenden Hohlraum zahlreiche Kanälchen, wie die Stacheln eines Seeigels angeordnet. Bei höherer Einstellung zeigt der Hohlraum ein Bild wie bei Zelle *d*. Die danebenliegende Kästchenzelle *f* zeigt nur noch einen Teil des Hohlraums mit Luft gefüllt.

Ähnliche Bilder geben uns die Photographie und die Zeichnung Taf. 21 Fig. 2 u. 3 und Taf. 20 Fig. 2 u. 3 einer oben grünen und unten blauen Feder von *Tanagra rubricollis* und von *Chloris chloris*.

Auf diese Schnitte werde ich bei Besprechung der grünen Federn näher eingehen.

Die hier beschriebene Struktur der Kästchenzellen ist die Trägerin des trüben Mediums, das ganz nach seiner Anordnung bald dunkler blau, bald heller blau, bald grünblau erscheinen kann. Ich habe gefunden, daß, je enger die Kanälchen stehen und je feiner sie sind, die Blaufärbung um so reiner und intensiver ist. Je gröber sie sind und je weiter die Kanälchen stehen, um so weniger intensiv blau ist das abgegebene Licht, es ist in diesem Falle entweder sehr mattblau oder grünblau. Wesentlich ist aber auch für die Farbewirkung das in den darunter gelegenen Markzellen befindliche Pigment, das als eine die roten und gelben Strahlen resorbierende Schicht wirkt. Wenn man z. B. die unteren Zellenlagen (also die Zellen *f* und *e* in Taf. 20 Fig. 1) und das Pigment einer *Pitta*-Feder abkratzt, so daß nur die obere Kästchenzellage überbleibt, so verliert diese etwas von ihrer Blau-Intensität, sie erscheint etwas heller, groß ist jedoch der Unterschied nicht. Über die Lageverhältnisse der Kästchenzellen bei grünen Federn werde ich in den betreffenden Kapiteln berichten.

### Die Verbreitung der Kästchenzellen in den Federn.

Die Kästchenzellen mit ihrer Kanälchenstruktur fand ich nun aber nicht bloß in den blauen Federn, sondern mehr oder weniger deutlich in Federn aller Farben, soweit sie noch Markzellen zeigen. Je nach der Dicke dieser Markzellen sind die Kanälchen bald leichter bald schwerer zu erkennen. Bei den am besten entwickelten blauen Federn finden wir meist ein oder zwei Schichten der Markzellen in höchstentwickelte Kästchenzellen umgewandelt, die übrigen Markzellen sind dann meist sehr dünnwandig und Träger des braunen Schollenspigments. In andersfarbigen Federn sind aber die betreffenden Zellen ganz oder teilweise mit Pigment durchsetzt, und oft sind die Markzellen so dünnwandig, daß man nicht mehr von Kanälchen, sondern nur von siebartig angeordneten Poren sprechen kann. Wie weit die Verbreitung dieser Zellen mit Kanälchen ist, zeigt der Umstand, daß selbst Federn, welche mit ganz andern Mitteln intensive Färbungen erreichen, daneben noch die „Blaustruktur“ aufweisen. So fand ich in den intensiv gelben Federn des männlichen Pirols (*Oriolus galbula*) leicht mit der oben angegebenen Methode in den Rami, die ganz von gelbem diffusum Pigment erfüllt sind, doch

noch Reste von Zellen mit Blaustuktur eingelagert, die ganz dieselbe Anordnung und ganz dasselbe Gefüge zeigen wie die sehr gut ausgebildeten Kästchenzellen mit Blaustuktur in den Rami der olivgrünen Federn des jungen Pirols. Bei *Pitta maxima*, deren intensiv blaue Flügeldeckfedern (Taf. 20 Fig. 1) mir das beste Material zur Konstatierung der Struktur der Kästchenzellen gaben, ist Brust und Bauch weiß gefärbt. Schnitte durch diesen weißen Federn (oder auch die ganze Feder betrachtet) zeigen uns eine wohlgebildete Zellenlage mit Blaustuktur, die kein Pigment führt, also auch den Federn keine genügende Unterlage bietet, um blau zu werden. Sieht man diese Federn aber schräg von der Seite an oder legt man sie auf einen dunklen Untergrund, so nimmt man einen leicht blauen Schimmer wahr. Ebenso zeigen die Markzellen der braunen Federn von *Pitta maxima* gutausgebildete Kanälchen. Die grünen Federn vom Bananenfresser (*Turacus persa*, Taf. 20 Fig. 4), die mit grünem Pigment gefärbt sind, ebenso wie die fein zerschlissenen ebenfalls mit grünem Pigment ausgestatteten Wangenfedern der Eiderenten (*Somateria*-Arten) zeigen, trotzdem sie es gar nicht zur Erzeugung ihrer grünen Farbe brauchen, eine wohlausgebildete Blaustukturzellenlage. Das Erstaunlichste ist aber wohl das Vorkommen der Zellen mit Kanälchenstruktur in roten und violetten Federn. So zeigen die roten Handschwingen der Bananenfresser, ebenso wie die violetten Halsfedern von *Cotinga amabilis*, sehr gute Blaustukturzellen, die wieder ähnlich wie beim Pirol in den Rami verteilt sind. Die roten Federn der Bananenfresser, der Turacos, die einen besonderen roten Farbstoff, das Turacin, enthalten, waschen sich beim Regen oder beim Baden aus, und die Federn zeigen einen deutlich blauen Schimmer, bis in einer bis jetzt unbekannten Weise der Farbstoff wieder hergestellt ist und die Feder wieder dunkelrot erscheint. Diesen Vorgang habe ich oft am lebenden Vogel in den Zoologischen Gärten zu Halle und Leipzig beobachten können. Die Federn am Balg zeigen diese Eigenschaften nicht mehr, jedoch kann man ihnen das Turacin durch Säuren entziehen. Bei vielen untersuchten Federn von brauner, weißer und andersfarbiger Beschaffenheit zeigten sich immer Kästchenzellen mit Blaustuktur. Wie ist nun die weite Verbreitung dieser Strukturen zu erklären?

Nach meiner Ansicht ist die von HAECKER u. MEYER zuerst für die Blaufedern festgestellte Poren- oder Kanälchenstruktur eine ganz allgemein den Markzellen zukommende primäre

Struktur, welche sekundär unter Verfeinerung und Vermehrung der Kanälchen sowie unter gleichzeitiger Ausbildung der übrigen charakteristischen Verhältnisse zur Blaustuktur geworden ist. Ich möchte für Zellen dieser Art den Sammelnamen Kanälchenzellen vorschlagen, so daß also derartige Zellen mit blauem Licht speziell als Kanälchenzellen mit Blaustuktur oder als trübe Mediumzellen zu bezeichnen wären. Blau wird nur dann auftreten können, wenn das Verhältnis zwischen den durch die Dicke der Kanälchen gebildeten Luftzylindern ein bestimmtes ist zu der umgebenden Hornmasse, wenn die Verteilung des einen Mediums, Luft, in dem andern, Horn, fein genug geworden ist, um ein trübes Medium bilden zu können. Die Natur hat also hier eine allgemein vorhandene Anlage sehr kunstvoll ausgebaut und ausgenützt.

### Die Entstehung der Kanälchenzellen

erkläre ich mir folgendermaßen:

Beim Verhornungsprozeß in der Federanlage wird die ganz mit Plasma gefüllte Zelle allmählich einem Eintrocknungsprozeß unterworfen, der damit seinen Anfang nimmt, daß im Zentrum der Zelle eine Gasblase, der spätere Hohlraum, abgeschieden wird, die sich in ihrer Form der äußeren Zellwand anpaßt, während sich das Plasma nach den Wänden hin zurückzieht. Wir haben dadurch zwei Hauptspannungszentren erhalten: 1. die Wandung des entstandenen Hohlraums, 2. die Wandung der Zelle selbst. Da die Wandung des Hohlraums ebenso wie die Wandung der Zelle keine Möglichkeit haben, sich irgendwie oder wohin auszudehnen, so müssen notwendig in dem noch vorhandenen weichen Plasma, das sich zwischen besagten beiden Wandungen befindet, beim Verhornen dieses Plasmas, d. h. bei seinem Eintrocknen, Hohlräume entstehen. Da wir aber zwei festliegende Zentren für Spannungen haben, so werden sich die entstehenden Hohlräume zwischen diesen zwei Zentren (der Hohlraumwandung und der Zellwandung) einstellen müssen. Da der Eintrocknungsprozeß ein gleichförmiger ist, so steht nichts im Wege, daß der einfachste Körper, den ein langgestreckter Hohlraum einzunehmen in der Lage ist, der Zylinder, als Hohlraum im eintrocknenden Plasma entsteht. Je nach der Größe des inneren Hohlraums der Zelle (Zone I) und je nach der Dicke des einzutrocknenden Plasmas werden zwei Arten von Zylindern (Röhrchen) entstehen.



1. Ist der Hohlraum klein, so ist die Plasmawandung dick, die Spannungen, die einerseits von dem Hohlraum, andererseits von der Zellwandung ausgehen, werden den Raum, den das Plasma einnimmt, nicht ganz erfüllen können. Es werden also nur am Hohlraum und nur an der Zellwand radiär zwischen Hohlraumwand und Zellwand eingestellte Röhrchen entstehen (Zone II u. IV). Zwischen ihnen in dem spannungslosen Raum (Zone III) wird eine regellose Masse von Hohlräumen, seien es zylinderförmige oder andere Spalten, entstehen.

2. Ist der Hohlraum (Zone I) groß, so ist die Plasmawandung dünn, die Spannungen, die einerseits von dem Hohlraum, andererseits von der Zellwandung ausgehen, werden also den Raum, den das Plasma einnimmt, ganz erfüllen können. Es werden also gerade, zwischen innerem Hohlraum und Zellwand radiär eingestellte Zylinder (Röhrchen) entstehen.

Die nach No. 1 entstandenen Kanälchenzellen werden die vollkommensten Zellen (Kanälchenzellen mit Blaustruktur oder trübe Mediumzellen) darstellen. Sie finden sich also nur in den höchststehenden Schmuckfedern blauer oder intensiv grüner Farbe. Die nach No. 2 entstehenden Kanälchenzellen werden in allen Federn, soweit überhaupt noch Markzellen vorhanden sind, aufgefunden werden können.<sup>1)</sup>

1) Ich habe den Versuch gemacht, die Bildung der Kästchenzellen in der embryonalen Feder festzustellen. Dazu brauchte ich Material von Jungvögeln, bei denen sowohl beim Männchen als auch beim Weibchen an gleicher Körperstelle blaue oder grüne Federn zu finden sind, da man bei ganz jungen Vögeln das Geschlecht noch nicht einwandfrei unterscheiden kann und die Männchen oft blaue oder grüne Federn tragen, während das Weibchen an der betreffenden Stelle ganz anders gefärbt ist. Außerdem mußte ich Reihen von Vögeln in den verschiedensten Entwicklungsstadien konservieren, um den Zeitpunkt finden zu können, an dem sich das Horn der Federzellen verhärtet. Diese Bedingungen erfüllten die Wellensittiche (*Melopsittacus undulatus*), bei denen beide Geschlechter gleichgrün gefärbten Bauch haben. Sie sind in Mengen zu haben, da sie gezüchtet werden. Der Direktor des Zoologischen Gartens zu Breslau, Herr GRABOWSKY, stellte mir eine große Anzahl von Embryonen in den verschiedensten Stadien zur Verfügung, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen Dank sage. Es gelang mir jedoch nicht das Material zur Klärung der oben erwähnten speziellen Frage zu verwerten.

### Ursachen der (nicht metallischen) grünen Farbe der Vogelfedern.

Nachdem das Wesen der Kanälchenzellen, der Träger des trüben Mediums, im vorigen festgestellt worden ist, werde ich in den folgenden Kapiteln zu meinem Hauptgegenstand übergehen und zu erklären versuchen, wie die grüne Farbe der Vogelfedern entsteht.

Es folgt hier eine Zusammenstellung von halbschematischen Abbildungen der Schnitte durch verschiedene grüngefärbte Federn. Und zwar wurden, soweit es angängig war, Federn von gleichen Körperstellen entnommen und die Rami bestimmter Stellen in gleicher Höhe geschnitten. Alle Schnitte sind  $10\mu$  stark. Es handelt sich meist um Flügeldeckfedern, die unterhalb der Flügelbeuge entnommen wurden, sonst um Bürzel- Bauch- oder Rückenfedern, wenn an der Flügelbeuge des betreffenden Vogels keine oder nur unvollkommen grüne Federn waren. Ich führe die Schnitte im folgenden nicht dem System der Vögel entsprechend an, sondern nach Farben geordnet. Und zwar habe ich bei der Bestimmung der Farben mich gerichtet nach der „Chromotaxia seu nomenclator colorum“ von P. A. SACCARDO, editio tertia. Ich habe demnach folgende Typen angenommen:

1. citrinus, citronenfarbig (24)
2. flavo-virens, gelbgrün (33)
3. viridis, grün (35)
4. aerugineus, spangrün (37)
5. atro-virens, dunkelgrün (34)
6. olivaceus, olivenfarbig (39)

Die Bestimmung wurde nicht am Vogel, sondern an der herausgenommenen Feder auf dunklem Hintergrund vorgenommen. Selbstverständlich sollen die 6 angegebenen Farben nur Typen sein, innerhalb deren die Farben der betreffenden Federn eine Nuance darstellen. Zugleich werde ich in der Zusammenstellung auch die Farbe der Radii angeben. Taf. 18 u. 19 zeigen die im Folgenden aufgezählten Schnitte mit der entsprechenden fortlaufenden Nummer.

I. *Citrinus*, citronenfarbig (24).1. *Fringilla coelebs*.

Buchfink.

Rücken, Bl.Str.<sup>1)</sup>: mittel.

Ramus: helles Citronengelb.

Radius: wenig braun, am Grunde weiß.

2. *Fringilla spinus*.

Fink.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: mittel.

Ramus: citronengelb.

Radius: wenig braun, am Grunde weiß.

3. *Chloris chloris*.

Grünling.

Bürzel, Bl.Str.: mittel.

Ramus: gelb.

Radius: bräunlich.

4. *Motacilla flava*.

Gelbe Bachstelze.

Rücken: Bl.Str.: mittel.

Ramus: hellgelb.

Radius: bräunlich.

5. *Parus major*.

Kohlmeise.

Rücken: Bl.Str.: schwach.

Ramus: gelb.

Radius: gelb, am Grunde weiß.

6. *Chrysomitris citrinella*.

Citronen-Zeisig.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: schwach.

Ramus: gelb.

Radius: braun, am Grunde weiß.

II. *Flavo-virens*, gelbgrün (33).7. *Eurylaemus dalhousi*.

Hornrachen.

Bürzel, Bl.Str.: gut.

Ramus: gelbgrün.

Radius: wenig braun.

8. *Agapornis cana*.

Grauköpfchen.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.

Ramus: grüngelb.

Radius: hellgelb.

9. *Melopsittacus undulatus*.

Wellensittich.

Bauch, Bl.Str.: gut.

Ramus: hellgrün.

Radius: gelb (fehlen a. d. Spitze d. Rami).

10. *Palaeornis docilis*.

Halsbandsittich.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.

Ramus: hellgrün.

Radius: bräunlich.

1) Bl.Str. = Blaustuktur.

## III. Viridis, grün (35).

11. *Pitta cyanoptera*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun.

12. *Pitta atricapilla*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun.

13. *Caica melanocephala*.  
Grünzügelpapagei.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun.

14. *Phyllornis icterocephalus*.  
Blattvogel.

Rücken, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun.

15. *Calypptomaena viridis*.  
Smaragdrake.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun (die Spitzen d. Rami  
sind frei von Radii).

16. *Tanagra rubricollis*.

Brust, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: bräunlich (fehlen an der  
Spitze der Rami).

17. *Tanagra gyroloides*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: dunkelgrün.  
Radius: braun.

18. *Eclectus pectoralis*.  
Grünedelpapagei.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: dunkelgrün.  
Radius: braun.

19. *Turacus persa*.  
Bananenfresser.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: hellgrün.  
Radius: braun.

20. *Euphona occipitalis*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: dunkelgrün.  
Radius: braun.

21. *Cyanops mystacophanes*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: dunkelgrün.  
Radius: braun.

22. *Procnias ventralis*.  
Organist.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
Ramus: grün.  
Radius: braun.

IV. *Aerugineus*, spangrün (37).23. *Corvus cyanocorax*.

Blaurabe.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: blaugrün.  
 Radius: braun.

24. *Merops apiaster*.

Bienenfresser.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.  
 Ramus: gelbgrün.  
 Radius: braun.

25. *Merops ornatus*.

Spint.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: spangrün.  
 Radius: braun (fehlen a. d. Spitze  
 der Rami).

V. *Atro-virens*, dunkelgrün (34).26. *Pitta maxima*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

27. *Cymborhynchus amictus*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

28. *Ptilorhynchus smithi*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

29. *Nyctiornis albertoni*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

30. *Telephonus januarius*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

31. *Chrysotis amazonica*.

Blaustirn-Amazone.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

32. *Aulacorhamphus sulcatus*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

33. *Prionites martii*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.  
 Ramus: grün.  
 Radius: braun.

34. *Chotorhea versicolor*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: sehr gut.

Ramus: grün.

Radius: braun.

VI. Olivaceus, olivengrün (39).

35. *Picus viridis*.

Grünspecht.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: mittel.

Ramus: gelbgrün.

Radius: braun.

36. *Picus canus*.

Grauspecht.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: mittel.

Ramus: gelb (grünlich).

Radius: braun.

37. *Ixos atriceps*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.

Ramus: grüngelb.

Radius: braun.

38. *Oriolus galbula* juv.

Junger Pirol.

Rücken, Bl.Str.: gut.

Ramus: gelbgrün.

Radius: gelb, an der Spitze braun.

39. *Fringilla chloris*.

Grünfink.

Rücken, Bl.Str.: gut.

Ramus: gelb (grünlich).

Radius: gelb, an der Spitze braun.

40. *Cyanolyseus byroni*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: schwach.

Ramus: gelbgrün.

Radius: braun.

41. *Phylloscopus rufus*.

Weidenlaubvogel.

Rücken, Bl.Str.: gut.

Ramus: schwach gelbgrün.

Radius: bräunlich.

42. *Budytes flava*.

Kuhstelze.

Rücken, Bl.Str.: gut.

Ramus: schwach gelbgrün.

Radius: braun, am Grunde weiß.

43. *Regulus regulus*.

Zaunkönig.

Rücken, Bl.Str.: mittel.

Ramus: hell gelbgrün.

Radius: braun, am Grunde gelb.

44. *Gallinula chloropus*.

Teichhuhn.

Rücken, Bl.Str.: mittel.

Ramus: gelb, an den Spitzen bräunlich-grün, am Grunde weißlich-gelb.

Radius: braun.

45. *Tanagra silens*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.  
 Ramus: grüngelb.  
 Radius: braun.

46. *Pipra candei*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: mittel.  
 Ramus: gelbgrün.  
 Radius: braun.

47. *Ampelis rifferi*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: gut.  
 Ramus: hellgrün.  
 Radius: braun.

48. *Tanagra gouldi*.

Flügeldeckfeder, Bl.Str.: mittel.  
 Ramus: gelbgrün.  
 Radius: bräunlich.

Beim Betrachten der Ramusschnitte in ihrer Anordnung nach Farben ergeben sich schon bei einem orientierenden Überblick 4 Hauptgruppen: Rami, in deren Markzellen braunes Pigment (Melanin) auftritt, solche, in denen kein Pigment auftritt, und solche, in denen Schollenpigment nur innerhalb der gelben Zone auftritt. Dazu kommt noch als 4. Gruppe Federn mit grünem Pigment, so daß wir also 4 typische Anordnungen erhalten:

Typ I (Taf. 20 Fig. 2). 3 konzentrische, zusammenwirkende Schichten: Gelbe Rindenschicht (Kreatin), blaue mittlere Schicht, Pigmentschicht als Unterlage. (Bei der abgebildeten Feder von *Tanagra rubricollis* ist auf der Unterseite die Rindenschicht farblos, wodurch die Feder von unten blau erscheint.)

Typ II (Taf. 20 Fig. 3). 2 zusammenwirkende Schichten: die gelbe Rindenschicht umschließt die Markzellen als Träger der Kanälchenzellen mit Blaustruktur.

Typ III (Taf. 20 Fig. 5 u. 6). 2 zusammenwirkende Schichten: die gelbe Rindenschicht mit Einlagerung von Schollenpigment umschließt die Markzellen als Träger der Kanälchenzellen mit Blaustruktur.

Typ IV (Taf. 20 Fig. 4). 2 zusammenwirkende Schichten: die grüne Rindenschicht umschließt die Markzellen als Träger der Kanälchenzellen mit Blaustruktur.

Typ I umfaßt in der Zusammenstellung nach Farben folgende Farbtöne:

- |                            |      |
|----------------------------|------|
| 2. flavo-virens, gelbgrün  | (33) |
| 3. viridis, grün           | (35) |
| 4. aerugineus, spangrün    | (37) |
| 5. atro-virens, dunkelgrün | (34) |

Typ II umfaßt:

- |                             |      |
|-----------------------------|------|
| 1. citrinus, citronenfarbig | (24) |
| 6. olivaceus, olivenfarbig  | (39) |

Typ III umfaßt einzelne Federn aus:

- |                             |      |
|-----------------------------|------|
| 1. citrinus, citronenfarbig | (24) |
| 6. olivaceus, olivenfarbig  | (39) |

Typ IV umfaßt Federn mit grünem Pigment.

Ich werde im Folgenden diese 4 Typen an der Hand der auf Taf. 20 abgebildeten Beispiele und unter Hinweis auf die übrigen, im Text gegebenen, je zu einem Typus gehörigen Formen besprechen.

Typ I, wie ihn Fig. 2 auf Taf. 20 und Phot. 2 auf Taf. 21, Schnitt durch einen Ramus von *Tanagra rubricollis*, repräsentiert.

Wir haben in diesem Schnitt, soweit die Oberseite in Betracht kommt, den Idealschnitt einer grünen Feder vor uns. Deutlich sind 3 konzentrische Schichten zu unterscheiden.

1. Die Rindenschicht, gelb gefärbt durch ein diffuses Pigment (Lipochrom), welches so gleichmäßig in dem Horn verteilt ist, daß man nicht die geringste Körnelung wahrnehmen kann. Der Schnitt zeigt, daß der gelbe Farbstoff in den Seitenkanten des Ramus konzentrierter ist als in der gewölbten Oberfläche.

2. Schicht der Kanälchenzellen als Träger der Blaustuktur. Wir finden in den vorliegenden Schnitten 6 derartige Zellen in 2 voneinander unabhängig angeordneten Schichten (Schicht 2 und 4 auf dem Bild): 4 Zellen als Schicht unter der äußeren gelben Hornschicht und 2 Zellen auf der Unterseite des Ramus nur von einer ganz dünnen Hornschicht, die meist nur schwer sichtbar und in diesem Fall ungefärbt ist, bedeckt. Von den 4 Kanälchenzellen der Schicht 2 sind 2 noch zum größten Teil mit Luft gefüllt und erscheinen im Mikroskop als leicht gelbrot gefärbte Komplexe in durchfallendem Licht (trübes Medium). Sie zeigen am Rande sehr deutlich (auch auf der Phot. 2) die Kanälchen der Zone IV. Der übrige Teil wird eingenommen von einem Gewirr von Spalten und Zerklüftungen. Die beiden anderen Kanälchenzellen der Schicht 2 sind ganz mit Canadabalsam erfüllt und erscheinen uns demgemäß als durchsichtige ungefärbte Zellen mit schwachen Konturen und schwach durchscheinendem inneren Hohlraum (Zone I). Die eine der beiden Zellen der Schicht 4 ist ebenfalls ganz mit Balsam erfüllt.



Die andere dagegen zeigt den Hohlkörper (Zone I) noch mit Luft gefüllt, ebenso die Röhren der Zone II.

3. Schicht der Pigment führenden Markzellen. Sie treten uns in Schicht 3 des Bildes wenig differenziert entgegen, da sie ganz und gar mit braunem Pigment erfüllt sind, das durch seine enge Lagerung uns als Schwarz entgegentritt.

Wir haben in diesem Schnitte eine Feder vor uns, die auf der Oberseite leuchtend grün ist und auf der Unterseite blau erscheint. Alle die übrigen Federn, die unter dem Typ I einzurechnen sind und die die Farben gelbgrün, grün, spangrün und dunkelgrün umfassen, zeigen diese Anordnung mehr oder weniger modifiziert. Es bleibt jedoch immer die Anordnung gewahrt: Gelbe Rindenschicht, Kanälchenzellen mit Blaustruktur, Pigmentunterlage. Nur 3 Ausnahmen finden wir in den aufgeführten Schnitten, nämlich *Tanagra gyroloides* 17, *Ampelis rifferi* 47 und *Procnias ventralis* 22, bei denen die Anordnung der Pigmentschicht eine etwas andere ist. Die Markzellen sind nämlich hier frei von Pigment, und dieses ist rechts und links in der Rinde konzentriert. Diese Anordnung wird keinen Einfluß auf die Erzeugung von gutem Grün haben, da die Kanälchenzellen mit Blaustruktur immerhin genug durch das seitlich liegende Pigment abgeblendet werden.

Typ II, wie ihn Fig. 3 auf Taf. 20 und Phot. 3 auf Taf. 21, Schnitt durch einen Ramus von *Chloris chloris*, repräsentiert.

Dieser Schnitt zeigt uns den Idealschnitt durch eine olivgrüne Feder. Eine ähnliche Anordnung zeigen die citronenfarbigen Federn. Wir haben nur 2 Schichten vor uns, die gelbgefärbte Rindenschicht und die Markzellenschicht.

1. Die Rindenschicht ist bei der als Beispiel gewählten Feder besonders gut entwickelt, sie schiebt nach der Oberseite der Feder einen hohen Kamm aus, der die Farbwirkung des gelben Lipochroms infolge seiner Höhe verstärken hilft. Diese äußere Hornschicht umschließt vollständig die eingelagerte Schicht der Markzellen.

2. Die Markzellen bilden bei den olivgrünen und citronenfarbigen Federn einen durchgehenden Strang mehr oder weniger regelmäßig angeordneter Zellen, deren oberste meist die bestausgebildeten Kanälchenzellen mit Blaustruktur sind. Wir sehen an unserem Schnitt die oberste Zelle zum Teil mit Balsam ausgefüllt, der sehr große innere Hohlkörper (Zone I) ist noch mit Luft gefüllt und erscheint als Luftblase mit Poren. An dem oberen Rande des Schnittes sehen

wir einige Röhrchen deutlich, ebenso auf der Photographie. Zu bemerken ist noch, daß in unserem Fall die Zellwand sehr dünn ist und die Röhrchen also ohne Unterbrechung hindurchgehen, sie wirken demnach als tiefe Poren oder kurze Röhrchen. Die Intensität des trüben Mediums ist demgemäß eine sehr geringe. Schabt man die obere Rindenschicht dieser Feder ab, so bekommt man sehr schwaches grünblaues Licht. Bei den citronenfarbigen Federn ist die Blaustruktur noch viel gröber gebaut, sie strahlt sehr wenig grünblau aus, das Gelb der Rindenschicht überwiegt, wir erhalten ganz schwachgrün gefärbte Federn.

Alle die unter diesem Typ. II zusammengefaßten Schnitte, die die Farben citronengelb und olivgrün umschließen, zeigen die oben beschriebene Bauart, sie sind fast gleich im Aussehen.

Typ. III, wie ihn Fig. 5 u. 6 auf Taf. 20, Schnitt durch einen Ramus von *Gallinula chloropus* und *Picus viridis* repräsentiert.

Diese beiden Schnitte können füglich als Untertyp von Typ. II angeführt werden, denn sie zeigen von ihnen nur eine geringe Abweichung, nämlich die Anordnung von bräunlichem Schollenpigment (Melanin) innerhalb der gelben Rindenschicht. Entweder finden wir die Melaninschollen um den Markzellenstrang angeordnet (Fig. 5), oder sie haben sich in der Spitze des hohen Kammes gesammelt (Fig. 6). Sie bilden eine wirksame Unterstützung des Gelbs für das Zustandekommen für olivgrün. Diese Anordnung findet sich übrigens nur in sehr wenig Fällen.

Typ. IV, wie ihn Fig. 4 auf Taf. 20, Schnitt durch einen Ramus von *Turacus persa* repräsentiert.

Dieser Schnitt zeigt uns eine starke Rindenschicht mit grünem Pigment (in diesem Falle ein nur den Bananenfressern eigentümliches Pigment, das Turacoverdin), darunter eine starke Markzellenschicht, in der sich vorzüglich ausgebildete Kanälchenzellen mit Blaustruktur vorfinden. Auch diese Anordnung: grünes Pigment plus Markzellen, ist sehr selten. Außer bei den Bananenfressern findet man nur noch grünes Pigment in den Wangenfedern der verschiedenen Eiderentenarten (VOSSELER).

### **Der Einfluß der Radien auf die Bildung der grünen Farbe**

ist nach meinen Versuchen recht gering. Wenn man z. B. einer prachtvoll grünen Feder von *Tanagra rubricollis* die Radien raubt,

indem man diese vorsichtig abkratzt, so wird die Intensität des Grüns nicht beeinflusst. So ist es bei allen intensiv grünen Federn. Versucht man bei olivgrünen Federn dasselbe (es sind zu diesen Versuchen nur ganz grobe Schwingenfedern geeignet), so wird man auch kaum eine Abnahme der Intensität des Olivgrüns konstatieren können. Ebenso verhält es sich bei den gelbgrünen Federn. Oft findet man grüne Federn, bei denen der obere Teil der Rami ganz ohne Radien ist und trotzdem grünes Licht mit genau derselben Intensität ausstrahlt wie die Teile mit Radien. Dasselbe trifft zu bei olivgrünen und citronenfarbigen Federn. Ich glaube, daß die braunen Radii nur als Reflektoren für das von den Seitenpartien der Rami auszusendende Licht dienen und daß die gelben oder weißen Radii bei citronenfarbigen Federn gewissermaßen nur zufällig von dem gelben Pigment der Rami etwas abbekommen haben und keinen besonderen Einfluß auf die Farbe der Gesamtfedern ausüben können. Im Gegensatz zu HAECKER bin ich also zu der Ansicht gekommen, daß die Radien, wenn überhaupt, nur in sehr wenigen Fällen und dann einen äußerst geringen Einfluß haben.

### **Unterschied zwischen grünen Federn bei männlichen und weiblichen Vögeln.**

Wenn man bei Vögeln, welche in beiden Geschlechtern an entsprechenden Körperstellen das Männchen lebhafter, das Weibchen matter grün gefärbt sind, die Rami grüner Federn miteinander vergleicht, so wird man bedeutende Unterschiede konstatieren können. Beim Männchen ist nicht nur der Querschnitt größer und also die Stärke des Ramus sehr beträchtlicher, sondern es sind auch die bei der Erzeugung der Grünfärbung beteiligten Strukturverhältnisse stärker differenziert (Taf. 19 Fig. 49a u. b, 50a u. b). Außerdem heben sich vielfach die Kästchenzellen stärker hervor, die Verteilung der als Absorptionsschicht dienenden Pigmentlage ist, wenn eine solche vorkommt, gleichmäßiger und die gelbe Färbung der Rindenschicht intensiver und leuchtender. Der Unterschied ist derartig in die Augen fallend, daß man z. B. an Bälgen vom Wellensittich, bei welchen Männchen und Weibchen gleichgrün gefärbten Bauch haben, an Querschnitten durch den Ramus den Balg eines Männchens von dem eines Weibchens unterscheiden kann, eine praktische Anwendung, welche vielleicht in vereinzelnden Fällen für den Systematiker von Nutzen

sein könnte. So liegt mir ein Balg eines auf der Etikette<sup>1)</sup> mit „*Dacnis spiza*“ bezeichneten Vogels vor, der mir aus dem Königlichen Naturalien-Kabinett in Stuttgart von Herrn Oberstudienrat Dr. LAMPERT in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt wurde. Dieser Balg zeigt sehr schön den Einfluß von Hermaphroditismus lateralis auf Hautbildungen, in diesem Falle Federn. Er ist nämlich, wie dies Fig. 7 auf Taf. 20 in Bauchansicht zeigt, ziemlich genau in zwei verschieden gefärbte Hälften geschieden, und zwar ist die linke Hälfte leuchtend blau bis blaugrün und die rechte Hälfte grün bis olivgrün gefärbt. Selbstverständlich ist hier die blaugrüne linke Hälfte die männliche Seite, die grüne rechte dagegen die weibliche, was uns Querschnitte sofort bestätigen.

### Über den Einfluß des Ramus auf die Farbe der Feder

läßt sich nur sagen, daß die Natur mit den verschiedensten Anordnungen Gleiches oder fast Gleiches hervorzubringen imstande ist. Immerhin lassen sich einzelne bemerkenswerte Einzelheiten hervorheben. So zeigen uns die Schnitte der Gruppe I (*Citrinus*, citronenfarbig) eine einfache, ziemlich gleiche Struktur, jedoch werden mit geringen Mitteln beträchtliche Unterschiede in der Intensität der Farbe erzielt, indem auf der einen Seite die Höhe des Kammes und damit die Tiefe der gelben Lage, auf der anderen Seite die Konzentration (Intensität) der gelben Imbibition eine verschiedene ist. Es ist demnach klar, daß der Ramus des männlichen Grünlings (*Chloris chloris*) weit intensiveres gelbes Licht bilden wird als der Ramus von der gelben Kuhstelze (*Budytes flava*) mit seinem geringen Gehalt an gelbem Pigment. Ferner ist es verständlich, daß bei dem Ramus des Citronenzeisigs (*Chrysomitris citrinella*) das in oberen Kammern angeordnete Schollenpigment dem grüngelb einen bräunlichen Schimmer gibt (Taf. 18 Fig. 6).

Die Ramusschnitte der Gruppe II (gelbgrün, flavovirens) zeigen insofern einen gleichmäßigen Bau, als sie im ganzen die Form sehr langgestreckter Ellipsen mit senkrechter Hauptachse haben, es wird bei ihnen von beiden Längsseiten oft auch von der Unterseite grünes Licht erzeugt. Infolge der besonderen Gestalt dieser Rami erhält man beim Anblick direkt von oben ziemlich viel gelbe und

---

1) Die Etikette lautet: 10716 *Dacnis spiza*, L. Gefieder links ♂ rechts ♀ MERKLE. 1890. Das Asymmetrische der Farben in der Figur ist z. T. auf den Erhaltungszustand des Balges zurückzuführen.

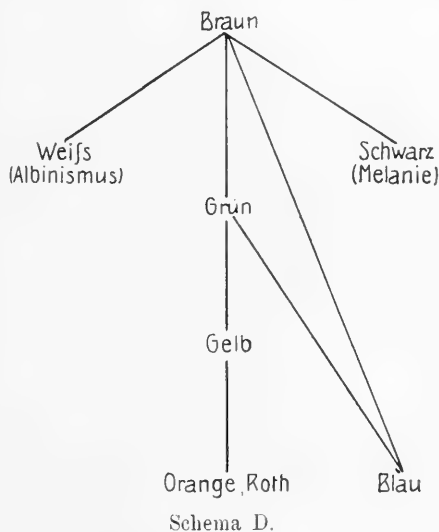
wenig blaue Strahlen, da die obere Kante der Hornschicht meist etwas dicker ist und außerdem eine Summierung der von den verschiedenen Niveaux der Ramuswandungen erzeugten Gelbstrahlen erfolgt, während auf der anderen Seite nur einige wenige der zahlreich vorhandenen Blauzellen, nämlich nur die obersten, zur Wirkung kommen. Wenn man die gleichen Federn von der Seite her ansieht, so erhält man ein bei weitem viel grüneres Licht, als wenn man sie von oben betrachtet, da bei dieser Stellung eine dünnere gelbe Schicht und sehr viele Blauzellen in Wirksamkeit treten. Beim Wellensittich kann man schon beim lebenden in Bewegung befindlichen Tier einen Wechsel der Grünfärbung beobachten.

Die Ramusschnitte der Gruppe III (viridis, grün) zeigen mehr eine Ausdehnung der maßgebenden Schichten in die Breite, was der Schnitt No. 16. Taf. 18 uns am besten demonstriert, wir sehen hier die gelbe Rindenschicht und die darunter gelagerte Blauzellenlage mehr wagerecht angeordnet als bei den vorher besprochenen Schnitten. Es kommen also sowohl die gelbe Rinde als die Blauzellenlage ungefähr in gleichem Maße zur Geltung, wodurch ein schönes mittleres Grün erzeugt wird. Auch bei denjenigen Rami, bei welchen die obere Kante kammförmig ausgebildet ist und der Querschnitt geradezu die Form eines Parabolspiegels hat (Taf. 18 Fig. 20 u. 21), kann man es sich leicht vorstellen, daß die Wirkung der Gelbschicht und die der sehr stark ausgebildeten Blauschicht einander im wesentlichen gleich ist, so daß ein mittleres Grün entsteht. Auf die Federn mit seitlich gelegenen Pigmentblenden sei hier nochmals hingewiesen. Ähnliche Verhältnisse zeigen die Ramusschnitte der Gruppen IV und V (spangrün und dunkelgrün), wenn auch nicht mehr so ausgeprägt. Hier sind die Blaustrukturzellen auch meist nicht mehr so vorzüglich ausgebildet, so daß wir ein dunkleres blaues Licht, also auch ein dunkleres Grün erhalten.

Die Ramusschnitte der Gruppe VI (olivaceus, olivengrün) zeigen einen ganz ähnlichen Habitus wie die der Gruppe I. Hier sind die Blauzellen im ganzen etwas besser ausgebildet, und da im allgemeinen, wie die Tabelle S. 345 zeigt, bei diesem Typus die Radien etwas mehr braun gefärbt sind als bei Typ. I, so möchte ich hier die Möglichkeit zugeben, daß die Radien eine gewisse Rolle spielen. Das erstgenannte Verhältnis bewirkt ein stärkeres Hervortreten der Grünfärbung als bei Gruppe I, während das von den Radii reflektierte Licht die Umwandlung in olivgrün bewirkt.

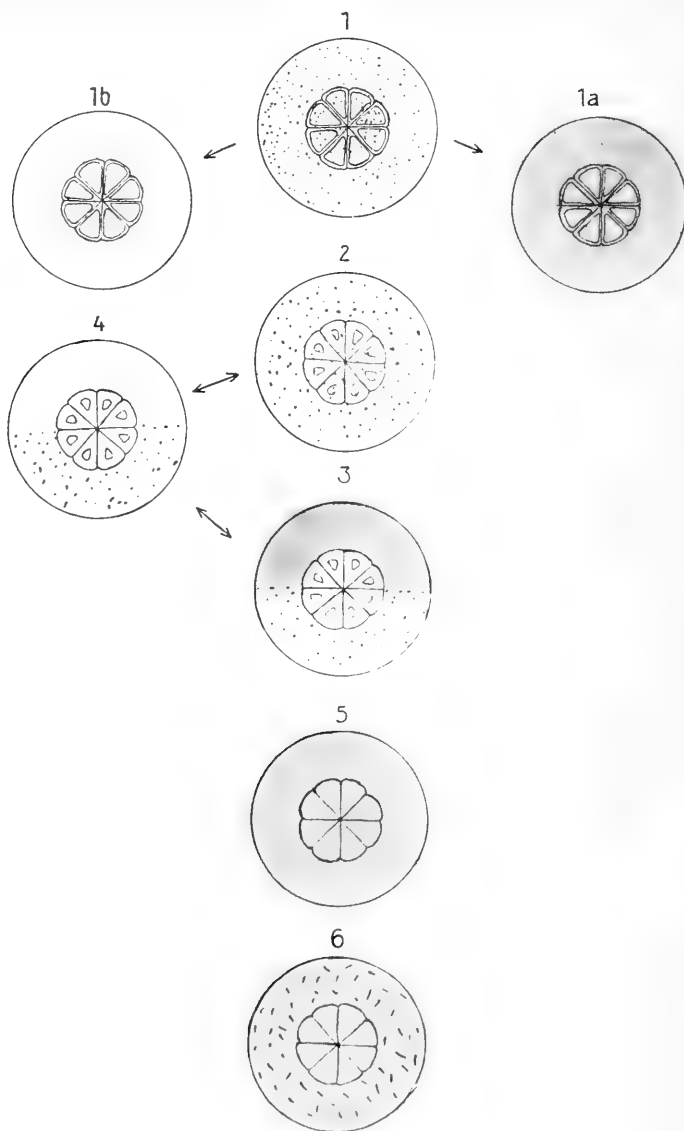
## Über die phylogenetische Stellung der Grünfärbung der Federn zu den anderen Farben.

Fragen wir uns nun noch zum Schluß, welche Stellung die grüne Farbe zu den anderen Federfarben einnimmt, so kommen wir zu einem ähnlichen Schema, wie es HAECKER in der Arbeit von 1902 gibt (Schema D). Ich glaube jedoch auf Grund meiner eigenen Untersuchungen dieses Schema insofern modifizieren zu müssen, als zwischen braun einerseits und grün und blau andererseits ein äußerlich als braun wirkendes Zwischenstadium anzunehmen ist, in welchem bereits die Blaustruktur mehr oder weniger deutlich ausgebildet ist, ihre Wirkung aber durch die starke Pigmentierung kompensiert wird. Die Vorläufer der Blaufärbung sind aber bereits in allen braunen Federn als Markzellen mit durchlöcherter Wandung enthalten. Wir erhalten also eine Anordnung wie Schema E.



Braun war die ursprüngliche Farbe, aus der sich gewissermaßen alle andern Farben herausgebildet haben. Fig. 1 im Schema E zeigt einen idealen Querschnitt durch eine braune Feder. Die Markzellen zeigen sehr dünne Wandungen mit mehr oder weniger ausgebildeten Porenkanälchen, die hier nicht abgebildet sind. Durch die ganze Feder ist gleichmäßig braunes Schollenpigment verteilt, die Feder erscheint dadurch mehr oder weniger intensiv braun gefärbt, je nachdem die Pigmentschollen (Melanine) enger oder weiter liegen. Reichert sich das braune Pigment so an, daß die Schollen dicht aneinander liegen, so ergibt sich eine schwarze Feder (Fig. 1a). Wird gar kein Pigment eingelagert, so entsteht eine weiße Feder (Fig. 1b). Ein braunes Aussehen werden nun auch solche Federn haben, bei denen aus irgendwelchen, vielleicht mechanischen Gründen die Wandung der Markzellen verstärkt sind und danach die Bedingungen für die Erzeugung eines trüben Mediums und die Re-

flexion blauer Strahlen gegeben sind (Fig. 2). Zieht sich nun das Pigment auf einen Teil der Rindenschicht und der Markzellen zurück, so kommen die Kanälchenzellen zum Vorschein, und wir bekommen je nach dem Ausbildungsgrad des trüben Mediums eine blaue Feder



Schema E.

(Fig. 4). In einer anderen Weise wird das braune Pigment der Oberseite der Rami durch ein gelbes Lipochrom ersetzt. Da werden zunächst die oberflächlich gelegenen Blauzellen unter der gelben Lage besser zur Wirkung kommen als unter einer braunen Lage, ein schwaches Grün wird sich entwickeln (Fig. 3). Je nachdem sich nun in der oben angegebenen Weise die Form und die Struktur des Ramus stärker differenziert, kann ein lebhafteres Grün oder, nach Wegfall des Gelb, abermals ein Blau zum Vorschein kommen. Nimmt die Imbibition der Rinde mit dem gelben Lipochrom überhand, d. h. wenn das gelbe diffuse Pigment die ganze Rinde des Ramus erfüllt und das braune Melanin vollkommen verdrängt, so entsteht die gelbe Feder (Fig. 5). Infolge rein chemischer Modifikation des gelben Lipochroms kommen Orange, Rot, Karmin oder in seltenen Fällen Violett (*Cotinga amabilis*) zustande (Fig. 6).

### Zusammenfassung.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse der Arbeit sind folgende:

1. Alle grünen Federn weisen in größerem oder geringerem Maße die von HAECKER u. MEYER für Blaufedern beschriebene, als trübes Medium wirkende, Blaustuktur auf.

2. Die Vorläufer der Blaustuktur treten auch bei braunen, weißen, gelben, roten und violetten Federn in verschiedenen Ausbildungsgraden hervor.

3. Die Darstellung der Poren der Blaustukturzellen erfolgt am besten durch Injektion der Zellen mit Spirituslack (S. 332).

4. Die verschiedenen Typen der Grünfärbung entsprechen im ganzen auch verschiedenen Strukturverhältnissen, wie sie namentlich auf Ramusquerschnitten hervortreten.

5. Die Pigmentierung der Radien spielt bei der Erzeugung der grünen Farbe, wenn überhaupt, nur eine geringe Rolle.



## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 18 u. 19 s. S. 342—346.

### Tafel 20.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Ramus von *Pitta maxima*. Blaue Feder von der Flügelbeuge mit Spirituslack behandelt. Zelle *b* ist noch ganz mit Luft gefüllt, zeigt am Rande die Kanälchen und hat die braunrote Farbe des trüben Mediums im durchfallenden Lichte. Zelle *a* ist ganz mit Canadabalsam gefüllt, deswegen ganz durchsichtig. Zellen *c*, *d*, *e*, *f* teilweise mit Canadabalsam gefüllt, zeigen verschiedene Ansichten der Kanälchenzellen (vgl. Photographie auf Taf. 21 Fig. 1).

Fig. 2. Querschnitt durch einen Ramus von *Tanagra rubricollis*. Oben grüne und unten blaue Feder von der Brust; mit Spirituslack behandelt. Zeigt 4 Lagen: 1. gelbe äußere Hornschicht, 2. obere Schicht der Kanälchenzellen, 3. Pigmentschicht, 4. untere Schicht der Kanälchenzellen. Zellen *a* noch teilweise mit Luft gefüllt, zeigen am Rande die Kanälchen. Zellen *b* ganz mit Canadabalsam gefüllt, zeigen in schwachen Konturen den Hohlraum. Zelle *c* fast ganz mit Canadabalsam gefüllt, zeigt die Kanälchen am Hohlraum (vgl. Photogr. auf Taf. 21 Fig. 2).

Fig. 3. Querschnitt durch einen Ramus von *Chloris chloris*. Citronenfarbige Feder vom Bürzel mit Spirituslack behandelt. Die obere Zelle zeigt den großen Hohlraum und einige Kanälchen an der Oberfläche desselben (vgl. Photogr. auf Taf. 21 Fig. 3 u. 4).

Fig. 4. Querschnitt durch einen Ramus von *Turacus persa*. Grüne Flügeldeckfeder mit Spirituslack behandelt. Zeigt 4 Kanälchenzellen in verschiedenen Stadien, die Kanälchen sind gut sichtbar. Die äußere Hornschicht ist grün (Turakoverdin).

Fig. 5. Querschnitt durch einen Ramus von *Gallinula chloropus*. Olivgrüne Feder vom Rücken. Zeigt braune Melaninkörnchen in die gelbgefärbte äußere Hornschicht eingelagert.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Ramus von *Picus viridis*. Olivgrüne Flügeldeckfeder. Zeigt an der Spitze braune Melaninkörnchen eingelagert.

Fig. 7. Bauchansicht von *Dacnis spiza* mit Hermaphroditismus lateralis.

### Tafel 21.

Fig. 1. Photogr. desselben Querschnitts wie Fig. 1 auf Taf. 20.

Fig. 2. Photogr. desselben Querschnitts wie Fig. 2 auf Taf. 20.

Fig. 3 u. 4. Photogr. von Querschnitten wie Fig. 3 auf Taf. 20.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Über die Farben der Vogelfedern.

### II. Die Färbung der *Columba livia* nebst Beobachtungen über die mechanischen Bauverhältnisse der Vogelfedern.

Von

**Walter Spöttel.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Halle.)

**Mit Tafel 22 und 70 Abbildungen im Text.**

#### Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Methode.

#### I<sub>1</sub>. Morphologie der Taubenfedern.

##### a) Bau der Brust- und Kopffedern.

α) Radien.

β) Rami.

##### b) Bau der Flügeldeckfedern.

##### c) Bau der Schwung- und Steuerfedern.

α) Radien.

β) Rami.

γ) Schaft.

#### I<sub>2</sub>. Das Verhältnis des Baues zur mechanischen Beanspruchung der Federn.

#### I<sub>3</sub>. Über die systematische Bedeutung der Federstruktur.

#### II<sub>1</sub>. Allgemeines über die Färbung der *Columba livia*.

II<sub>2</sub>. Die Strukturfarben.

## a) Das Taubenblau.

α) Über die Entstehung des Taubenblaus durch die Staubstruktur.

β) Die Entstehung der Staubstruktur.

## b) Das Blaugrau der Wasservögel verursacht durch eine Oberflächenstruktur.

## c) Blau und Blaugrau verursacht durch „Röhrchenstruktur“.

II<sub>3</sub>. Die Pigmentfarben.

## a) Über Größe, Gestalt und Farbe der Pigmentkörner.

## b) Über die Löslichkeit der Pigmente.

## c) Über die Verteilung der Pigmentkörner.

## d) Über die spezielle Anordnung derselben.

## e) Pigmentkörner und mechanische Beanspruchung.

### Einleitung.

Alle mendelnden Eigenschaften werden, vom Standpunkt der modernen Vererbungslehre aus betrachtet, durch Faktoren (Gene oder Elementareigenschaften) erklärt. Im allgemeinen wird ein dominanter Charakter durch die Anwesenheit eines bestimmten Faktors, der korrespondierende rezessive durch seine Abwesenheit bedingt.

Über die Wirkungsweise dieser Faktoren sind wir durch die auf MENDEL aufbauende Bastardforschung näher unterrichtet worden, über ihre Natur ist dagegen nichts bekannt. PLATE stellt sich die Faktoren als Teilchen von Chromosomen vor, während BATESON, CUÉNOT, WOLTERECK u. A. in ihnen im wesentlichen Enzyme von bedeutender Organisationshöhe sehen.

Einer der möglichen Wege, über die Natur der Faktoren Aufschluß zu erhalten, ist die entwicklungsgeschichtliche Analyse der Außeneigenschaften, so wie es z. B. PERNITZSCH vor kurzem für die Rassenmerkmale von *Amblystoma* versucht hat. In vielen Fällen wird es aber schon von Wert sein, die Außeneigenschaft selber ihrer Natur nach kennen zu lernen.

Namentlich für Säuger sind bereits Versuche dieser Art gemacht worden. Miss DURHAM hat z. B. in den Haaren der Mäuse dreierlei Pigmente festgestellt, die keinerlei Farbübergänge aufwiesen. Bei der Wildfarbe finden sich alle drei, schwarzes, schokoladenfarbiges und gelbes Pigment, und zwar in zonenförmiger Anordnung, während bei den farbigen Mutanten nur jeweils ein oder zwei auftreten.

Angesichts der bekannten Kreuzungsversuche, welche DARWIN, STAPLES-BROWNE u. A. bei Tauben angestellt haben, müßte es von Interesse sein, gerade auch bei Tauben die Zusammensetzung der

„Wildfarbe“, das bekannte Taubenblau der *Columba livia*, kennen zu lernen, und zwar besonders deswegen, weil nach unseren Kenntnissen über die Entstehung der Federfarben letztere nicht bloß durch Kombination von besonderen Pigmenten, sondern auch bestimmter Strukturen zustande kommen.

Bei meinen Untersuchungen über die Zusammensetzung des Taubenblauen bin ich dazu geführt worden, die Struktur der Taubenfedern überhaupt einer genaueren Prüfung zu unterziehen. Insbesondere haben sich dabei einige neue Beobachtungen über das Verhältnis zwischen Bau und funktioneller Beanspruchung und über die Rolle, welche das Pigment dabei spielt, ergeben.

Ehe ich jedoch zu den Untersuchungen übergehe, möchte ich nicht verfehlen, Herrn Prof. Dr. HAECKER, der mich zu dieser Arbeit angeregt hat und ihr mit Interesse gefolgt ist, meinen herzlichen Dank für seine Hilfe auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. BRÜEL für seine wertvollen Anregungen dankbar.

Herr Prof. Dr. MEYER-Freiburg i. B. und Herr Prof. Dr. K. SCHMIDT-Halle unterstützten mich durch Ratschläge in physikalischen Fragen, während die Herren Dr. HEINROTH-Berlin, Direktorialassistent KNIESCHE-Leipzig, Magistrats-Obersekretär SCHACHTZABEL und Dr. STAUDINGER mir bei der Beschaffung von Material, Herr Mittelschullehrer PRITZSCHE bei der Herstellung von Photographien behilflich waren. Allen diesen Herren bin ich für ihre liebenswürdige Unterstützung zu Dank verpflichtet.

### Methode.

Die Untersuchungen wurden an Federn unternommen, die gut erhaltenen Bälgen entstammten. Außerdem wurde auch mit Federn gearbeitet, die lebenden Vögeln entnommen waren, um zu zeigen, daß durch die Eintrocknung keine wesentlichen Änderungen bezüglich der Gestalt und Farbe der Pigmentkörner und der übrigen Strukturverhältnisse zustande kommen.

Bei der Bearbeitung des harten und spröden Materials stellten sich Schwierigkeiten in den Weg, auf welche schon HAECKER, STRONG und MASHA gestoßen sind. HAECKER hat Xylol-Paraffin-Einbettung, STRONG Chloroform-Paraffin- und MASHA meist Celloidin-Einbettung verwandt. Bei meinen Versuchen gaben diese Methoden nur vereinzelt gute Schnitte. Ich ging daher dazu über, die Federn sofort in geschmolzenes Paraffin zu legen und dieses schnell erstarren zu

lassen. Durch diese Methode erzielte ich ausgezeichnet dünne Serienschritte von 2—5  $\mu$ . Nur bei hoher Außentemperatur und bei besonderen elektrischen Luftspannungen splitterten die Schritte auch hier. Für Übersichtsbilder und zum Studium der Lageverhältnisse der Pigmentkörner wurden Schritte von 10  $\mu$  verwandt. Wenn es darauf ankam, daß die Markzellen im Einbettungsmittel möglichst lange mit Luft angefüllt blieben, wurden Schritte von 20—30  $\mu$  hergestellt. Beim Schneiden der harten Hornmasse des Kieles erhielt man nur bei einer Dicke von 10—20  $\mu$  gute Schritte. Aufgeklebt wurden sie mit Eiweiß-Glycerin. Die Schritttrichtung wurde in der Hauptsache senkrecht zu den Federästen geführt, und zwar senkrecht zu den dorsalen oder ventralen Verdickungen der Rami.

Außer der Herstellung von Schritten wurden auch herausgeschnittene Teile der Fahne direkt auf dem Objektträger untersucht und 1. ohne Einbettungsflüssigkeit, 2. mit Canadabalsam oder 3. mit Glycerin-Gelatine eingedeckt. Das Eindecken ohne Flüssigkeit geschah, um die Strukturfarben, ihre Entstehung und Verteilung auf Rami und Radii zu studieren, da diese mehr oder weniger in den verschiedenen Einbettungsmitteln verschwinden. Die Einbettung in Canadabalsam war zur Feststellung der Pigmente wertvoll. Da der Brechungsexponent des Balsams mit dem der Hornsubstanz fast übereinstimmt, die Hornsubstanz also sehr stark aufgehellt wird, so treten die Pigmentkörner besonders deutlich hervor. Zum Studium der Federstrukturen ist die Einbettung mit Glycerin-Gelatine zu empfehlen, da deren Brechungsexponent niedriger als der der Hornsubstanz ist. Zugleich diente diese Methode dazu, festzustellen, ob bei Anwendung der anderen Methoden eine Veränderung der Pigmentkörner stattgefunden hatte.

Ferner wurden zum genaueren Studium der Verteilung der Struktur, der Pigmente, der Größe, Farbe und Gestalt derselben in den Radien einige Federäste mit ihren Strahlen auf den Objektträger gebracht und mit einem scharfen Skalpell abgeschabt, so daß die einzelnen Radien isoliert wurden. Diese wurden nun wieder in verschiedenen Medien eingedeckt.

Einige andere kleine Versuche sollen im Text Erwähnung finden. Ich beginne mit den allgemeinen Strukturverhältnissen der Taubenfedern.

### **I. Morphologie der Taubenfedern.**

Über die Morphologie der Taubenfedern liegen nur wenige Angaben und Abbildungen vor. MASHA behandelt in seiner Arbeit

über die Schwungfedern auch die der Tauben, gibt eine genaue Beschreibung der einzelnen Teile der Feder und macht auf einige für den Flugmechanismus bedeutsame anatomische Einzelheiten aufmerksam. Doch sind ihm, wie später gezeigt werden soll, einige diesbezügliche Verhältnisse entgangen.

Ferner gibt CLÉMENT eine mangelhafte Abbildung und Beschreibung der Radien der Brustfedern der Tauben.

Die Radien der Brustfedern zeigen nicht die typische Differenzierung in Haken- und Bogenfasern, vielmehr bestehen sie dicht am Ramus aus einer dünnen schräg gegen den Ramus gerichteten Lamelle, die dorsalwärts in eine fast horizontal gerichtete Verdickung übergeht (Fig. Aa). Kurz hinter der Ansatzstelle des

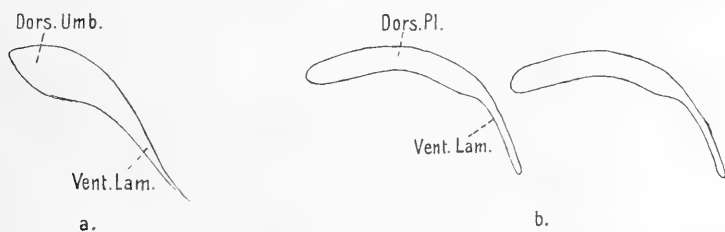


Fig. A.1) Querschnitte durch die distalen Radien einer Brustfeder von *Col. livia*.  
a Querschnitt durch den proximalen Teil; b durch die Mitte eines Radius.

*Dors. Pl* Dorsale Platte.

Radius nimmt der dorsale Teil derselben an Größe zu und stellt eine konvex nach oben gekrümmte dicke Platte dar, welche gegen die ventrale Partie scharf abgesetzt ist und mit ihr einen stumpfen Winkel bildet (Fig. A b).

Betrachtet man einen Ramus mit den daran sitzenden Radien in einem Totalpräparat, so sieht man nur die dorsalen nach oben konvex gerichteten Teile der Radii, während die proximalen steil

1)	Erklärung der Abkürzungen.	
<i>B</i> Becherzellen der Hakenfasern	<i>Lam</i> Lamelle	
<i>Bogenf</i> Bogenfaser	<i>Pig</i> Pigment	
<i>Dist</i> Distal	<i>Pl</i> Platte	
<i>Dors</i> Dorsal	<i>Prox</i> Proximal	
<i>Ges</i> Gesims	<i>Umb</i> Umbiegung der Bogenfasern	
<i>H</i> Häkchen der Hakenfasern	<i>Vent</i> Ventral	
<i>Hakenf</i> Hakenfaser	<i>Verd</i> Verdickung des Hornes	
<i>I., II., III. Lam</i> Primäre, sekundäre, tertiäre Ventrallamellen des Schaftes	<i>W</i> Wimpern der Hakenfasern	
<i>K</i> Kerne	<i>Z</i> Zähnchen der dorsalen Umbiegung der Bogenfasern	

nach unten gerichteten ventralen Lamellen von den folgenden Radii überdeckt werden. (Die Überlagerung der Ventrallamelle durch den dorsalen Plattenteil des nächstfolgenden Radius ist im Querschnitt auf Fig. A b zu sehen.)

Die fast in ihrer ganzen Länge gleichbreiten Radien sind distal abgestutzt und gehen proximal in einen fast scharf abgesetzten Ansatzstiel über.

Infolge dieses dachförmigen Baues, der auch von BIEDERMANN nicht genau erkannt worden ist, wird die nach oben gerichtete Fläche der Radii größer und zusammenhängender.

Die Grenzen der einzelnen Radiuszellen lassen sich deutlich verfolgen. Sie erstrecken sich im proximalen Teil der Radien in gleichmäßig gekrümmtem Verlauf, sowohl über den dorsalen als über den ventralen Teil der Radien, und zwar ist die Konvexität gegen die Radiusspitze gerichtet. Nach dem distalen Teil des Radius geht der Verlauf der Zellgrenzen meist in die entgegengesetzte Richtung über, die in der Ventrallamelle stärker als in der dorsalen Umbiegung hervortritt (Fig. B). Der ventrale Rand jeder Zelle pflegt

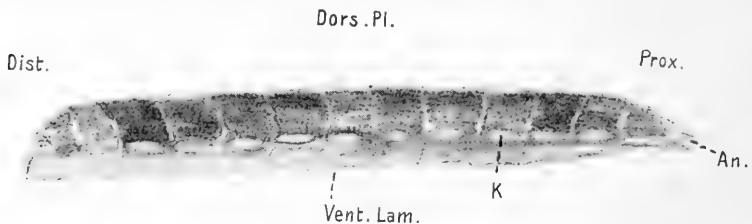


Fig. B. Radius einer Brustfeder von *Col. livia*. Obj. 3, Ok. 12.  
An Ansatzstiel.

eingebuchtet zu sein. An der Stelle, wo der dorsale Teil der Radii in die dünne Ventrallamelle übergeht, bemerkt man in den Zellen ellipsoide Flecke, welche sich durch die ganze Länge der Zellen erstrecken und zweifellos eingetrocknete Zellkerne darstellen.<sup>1)</sup>

Die hier beschriebenen charakteristischen Formen der Radii finden sich nur im distalen Federteile, während nach dem proximalen Teil eine allmähliche Differenzierung zu den bekannten Formen der „Bogen- und Hakenradii“ zu verfolgen ist. Der dorsale nach oben gewölbte Teil nimmt allmählich an Größe gegenüber der Ventral-

1) Daß es sich bei diesen hellen Flecken um eingetrocknete Zellkerne handelt, haben bei den Radien der Schwungfedern NITZSCH und andere Autoren nachgewiesen.

lamelle ab<sup>1)</sup>, und gleichzeitig beginnt sich der Spitzenteil der Radien faserförmig auszuziehen (Fig. C u. D). Diese Umwandlung tritt, wenn man von der Spitze gegen die Basis der Feder fortschreitet, zunächst bei den späteren Bogenradii auf und geht hier schneller vor sich als bei den späteren Hakenradii. In dem Maße, als man von der Federspitze zur Spule fortgeht, schreitet die Reduktion der dorsalen Platte von der Spitze und der Basis des Radius gleichmäßig nach der Mitte fort. Bei den Hakenfasern findet ferner an der

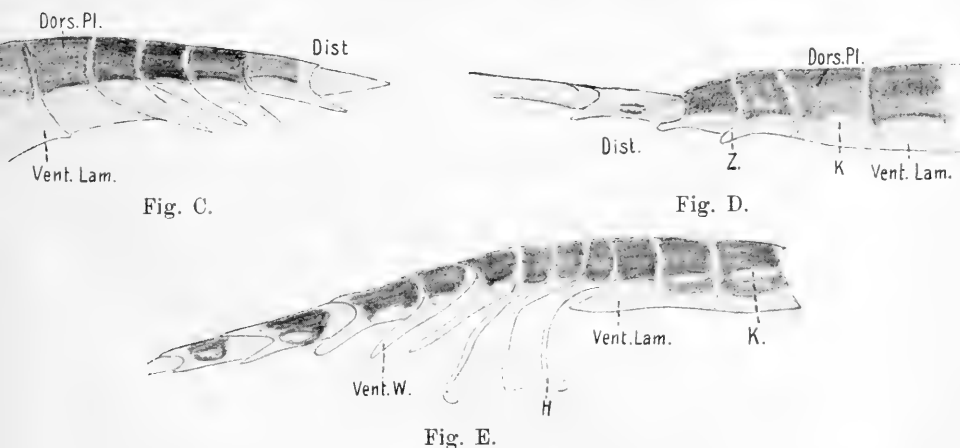


Fig. C. Bogenfaser einer Brustfeder von *Col. livia*, die den Übergang darstellt von den dachförmig umgebildeten des distalen Federteiles zu den normalen des proximalen Teiles.

Fig. D. Hakenfaser einer Brustfeder von *Col. livia*, die den Übergang darstellt von den dachförmig umgebildeten des distalen Federteiles zu den normalen des proximalen Teiles. Z Zähnnchen, die sich im proximalen Teil zu Wimpern und schließlich zu Häkchen differenzieren.

Fig. E. Hakenfaser einer Brustfeder von *Col. livia* mit wohlausgebildeten Häkchen.

Spitze des Radius eine Reduktion des Lamellenteils statt (Fig. D), von dem nur noch einige vorspringende Zähnnchen erhalten bleiben. Diese Zähnnchen, welche erst an der Spitze des Radius sich finden, werden, wenn man weiter nach der Federbasis fortschreitet, infolge der faserförmigen Verlängerung des Radius allmählich nach der Mitte verlagert und differenzieren sich zu Wimpern und schließlich zu Häkchen (Fig. E). Haken- und Bogenfasern greifen jetzt wieder fest ineinander, wie dies bei den Schwungfedern geschieht.

Wir haben also die modifizierten Radien der Spitze der Brust-

1) Ähnlich wie im proximalen Teil der oben beschriebenen Formen (Fig. A).



feder kontinuierlich nach der Basis der Brustfedern in die Bogen- und Hakenfasern übergehen sehen.

Die dachförmigen Radien sind also durch Reduktion ihres distalen Teiles und durch starke Verbreiterung und horizontale Umbiegung des schwachen dorsalen Teiles entstanden.

Was die Rami der Brustfedern anbetrifft, so lassen HAECKER's Abbildungen der Querschnitte durch Rami einer rötlich-grauen Brust- und einer grauen Bauchfeder der Tauben den Bau der Feder schon ganz gut erkennen. HAECKER bildet bei diesen Querschnitten wie auch bei solchen durch blaue Federn von *Malurus* u. a. ein differenziertes Oberflächenhäutchen, das Epitrichium, ab. Ich konnte aber zeigen, daß ein solches bei den Rami der Taubenfedern nicht existiert und die betreffenden Bilder durch optische Erscheinungen vorgetäuscht werden. Die Erscheinung verschwindet bei scharfer Einstellung des Querschnitts.

HAECKER spricht ferner von den birnenförmigen Querschnitten der Rami der Taubenfedern, doch tritt auf seinen Abbildungen dieser Bau weniger deutlich hervor. Die Bezeichnung „birnenförmig“ ist besonders für die Rami-Querschnitte durch die distalen Teile der Brustfedern zutreffend (Fig. F). Man erkennt einen breitelliptischen unteren Teil des Ramus, der in einen stielförmigen oberen Ansatz ausläuft. Die Markzellen sind nur im ventralen Teil in Form einer Ellipse eingelagert, der Ansatzstiel besteht aus massiver Hornsubstanz. Die Markzellen sind einreihig oder unregelmäßig mehrreihig ausgebildet. Die Radien setzen ungefähr im unteren Drittel an.

Nach dem proximalen Teil der Federn geht der birnenförmige Querschnitt in einen eiförmigen über, in dem sich der Unterschied zwischen dem dorsalen Stiel und dem ventralen runden Teile ausgleicht und der obere Teil breiter wird (Fig. G).

Dann findet eine immer stärkere Abplattung der ventralen Seite statt, so daß der Querschnitt die Gestalt eines Dreiecks erhält, dessen Ecken, besonders dessen Spitze abgerundet ist (Fig. H). Damit verbunden ist ein Herunterrücken der Ansatzstellen der Radien bis dicht an die ventrale Seite. Die „Gesimse“ der letzteren (MASHA) entspringen direkt aus der ventralen Seite in Gestalt eines einfachen Hakens.

Der Bau der Rami und Radii der Kopffedern zeigt mit dem der Brustfedern große Ähnlichkeit, jedoch ist bei den Rami die charakteristische, im Querschnitt birnenförmige Gestalt und bei den Radii der dachförmige Typus nicht so ausgeprägt, auch sind

die Häkchen zum Teil noch ausgebildet. Rami und Radii sind also auf Stadien der Umbildung gewissermaßen stehen geblieben.

Wie von der Brust nach dem Kopf zu der typische Bau der Rami und Radii immer weniger ausgeprägt ist, so ist dies auch nach dem Bauch und dem Rücken zu der Fall. Die Rami der Bauch- und Rückenfedern sind im Querschnitt plump eiförmig,



Fig. F.

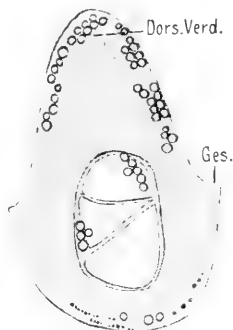


Fig. G.

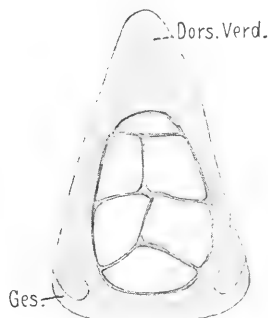


Fig. H.

Fig. F. Querschnitt durch die Spitze eines Ramus einer Brustfeder von *Col. livia*.

Fig. G. Querschnitt durch den Ramus einer Brustfeder von *Col. livia*.

Fig. H. Querschnitt durch die Ramusmitte einer Brustfeder von *Col. livia*.

Fig. J. Querschnitt durch die Basis des Ramus einer Bauchfeder von *Col. livia*.

Fig. K. Ramusquerschnitt einer Flügeldeckfeder von *Col. livia*.

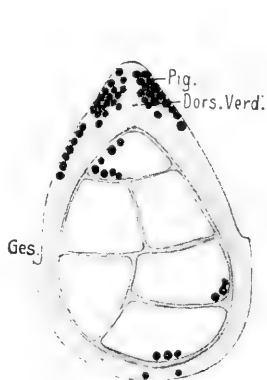


Fig. J.

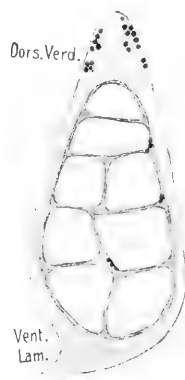


Fig. K.

mit ebenfalls eiförmigem Markraum, während die dorsale Verdickung der Rami weniger scharf hervortritt (Fig. J). Auch bleibt die Umbildung der Radii auf einem Anfangsstadium zu dem dachförmigen Typus stehen, ebenso wie die Umbildung der Rami zu den im Querschnitt birnenförmigen auf einem Anfangsstadium stehen bleibt (vgl. Fig. G u. J).

Die hier beschriebenen Formen finden sich in ähnlicher Weise, wenn auch mit Übergängen zu den Schwung- und Schwanzfedern,

bei den Rami und Radii der Flügeldeckfedern. Während im Spitzenteil der Feder die Struktur mehr an die Bauch- und Rückenfedern erinnert, finden sich im mittleren Federabschnitt, infolge stärkerer Torsion der Hakenfasern und der stärkeren Wölbung der Bogenfasern, Anklänge an den Bau der Schwungfedern.

Auch bei den Rami tritt nach dem proximalen Teil der Feder zu die für die Schwungfedern charakteristische, im Querschnitt keilförmige Ventralliste hervor (Fig. K).

Was nun die Schwungfedern anbelangt, so weisen die Radien nach MASHA folgenden Bau auf. Im Wurzelteil des Radius ist die ventrale Lamelle dicker als der von ihr deutlich abgesetzte dorsale Teil, und erst allmählich entsteht das umgekehrte Verhältnis (Fig. S). Die ventrale Lamelle endet in der Mitte der Faser in mehreren großen lappenförmigen Anhängen (Fig. L). Der „Wulst“ (MASHA), d. h. der dorsale Teil, setzt sich in einen Abschnitt fort, der in seinem proximalen, aus schmalen und kleinen

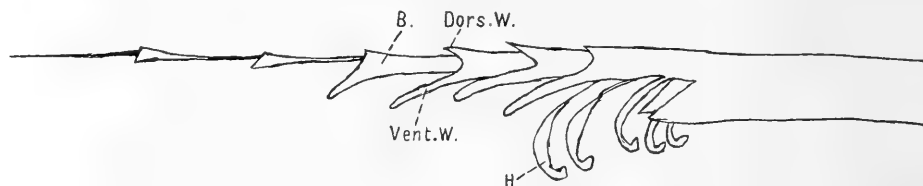


Fig. L. Hakenfaser einer Schwungfeder von *Col. livia* nach MASHA.

Zellen bestehenden Teil auf der ventralen Seite in einen faserförmigen Anhang fortläuft. Von diesen kleinen Zellen entspringen auf der ventralen Seite mehrere bandförmige, im ganzen Verlauf gekrümmte Haken. Diese zeigen eine knopfförmige Endverdickung, welche ihrerseits eine kurze Spitze trägt.

Die Zahl und Gestalt der Haken ist nach MASHA spezifisch verschieden. Für die Felsentaube gibt er 4—5 solcher Haken an. Die Form der Haken ist bei der Mehrzahl der Vögel, z. B. auch bei der Felsentaube, kurz und relativ breit, bei den Striges und Caprimulgiden u. a. lang und schmal. Bei *Columba livia* liegen dem Federursprung zunächst die kleinsten Haken, die allmählich in größere übergehen. Jenseits der „Hakenzellen“ sendet die Faser nunmehr nach oben und unten Fortsätze, die Wimpern, aus. Die distal von den Haken gelegenen Zellen stecken meist tütenförmig ineinander. MASHA bezeichnet sie als Becherzellen. Die Faser läuft allmählich in einen dünnen Faden aus.

Diesen Angaben MASHA's ist noch einiges hinzuzufügen. Vor allem hat er nicht genügend auf den verschiedenen Bau der Hakenfasern im proximalen und distalen Teil der Feder geachtet, sonst wäre ihm aufgefallen, daß die verschiedenen von ihm aufgezählten Typen der Radii innerhalb derselben Taubenschwungfeder kontinuierlich ineinander übergehen. Im distalen Drittel der Schwungfeder der Taube, und zwar in der breiten Innenfahne, umfaßt die distale hakenlose Partie der Hakenfasern nur 5 becherförmige Zellen mit dorsalen und ventralen Wimpern, von denen die letzteren stärker entwickelt sind und gleichmäßig proximalwärts zunehmen (Fig. M).

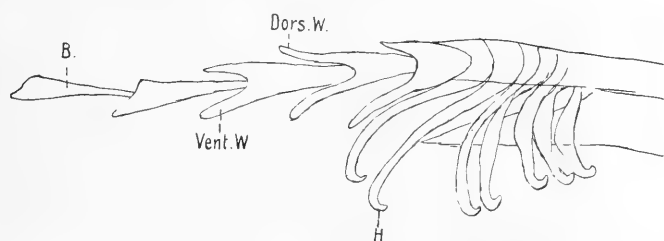


Fig. M.



Fig. N.

Fig. M. Hakenfaser aus dem distalen Drittel der breiten Innenfahne einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. N. Bogenfaser aus dem distalen Drittel der breiten Innenfahne einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Es folgen 7 Zellen mit stark ausgebildeten Haken, deren Größe proximalwärts abnimmt. Besonders lang sind die beiden am meisten distal gelegenen Haken.

Wie bei den Hakenfasern, so sind auch bei den Bogenfasern die distalen Fortsätze stark reduziert. Die distalen Zellen laufen an der Ventralkante in Spitzen aus, welche teilweise hakenförmig umgebogene Enden besitzen (Fig. N).

Die dorsale Leiste des proximalen Teiles der Bogenfaser zeigt hier deutliche Ausbildung der Zähnchen oder Arretierungsvorrichtungen, wie sie von MASHA beschrieben sind.

Im zweiten Drittel der Federfahne tritt eine bemerkenswerte Änderung des Baues nicht auf, nur der distale faserförmige Radiusabschnitt verlängert sich.

Im proximalen Drittel der Innenfahne werden im Endteil des Radius die Wimpern länger und zeigen nunmehr dorsal und ventral die gleiche Ausbildung (Fig. O). Die den Hakenzellen zu-

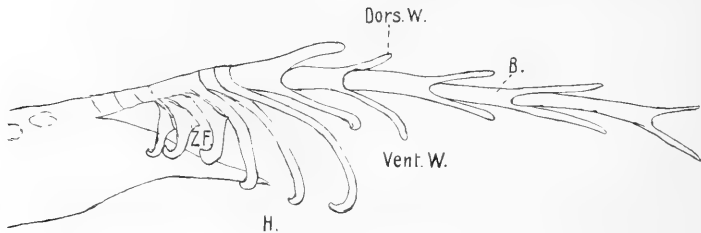


Fig. O.

Hakenfaser aus dem proximalen Drittel der breiten Innenfahne einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Z. F. Zahnartiger Fortsatz der Haken.

nächst gelegene dorsale Wimper ist beträchtlich verstärkt. Es folgen 6 Hakenzellen, deren Haken proximalwärts kleiner und breiter werden. Die 3 proximalen Haken besitzen einen zahnartigen Fortsatz, den MASHA als charakteristisch für *Cuculus* und *Turacuos* bezeichnet hat. Die ventrale Lamelle des proximalen Radiusabschnitts ist distalwärts in eine lange Spitze ausgezogen.

Noch weiter gegen den Spulenteil zu wird die innerste dorsale Wimper lappenförmig verbreitert und legt sich horizontal um über die weiter nach außen gelegenen Wimperzellen, welche jetzt nur noch ventrale Wimpern ausgebildet haben (Fig. N<sup>1</sup>). Diese lappenförmige Entwicklung der dorsalen Wimper ist hier ebenso stark wie bei den Radien der Schwungfedern der Cypselomorphen und einigen Wasservögeln, von denen MASHA diese charakteristische Ausbildung angibt.

Schließlich, ganz nahe der Spule, sind nur noch 3 Haken, die plump und wenig differenziert sind, entwickelt.

Nahe der Spule tragen in den Hakenradii die Wimperzellen nur noch schwache Wimpern, und zwar ist auch die lappenförmige dorsale

Wimper zurückgebildet. Der äußerste Teil des Radius ist zu einem langen Faden ausgezogen.

In der schmalen Außenfahne sind im distalen Teile die Hakenfasern stärker verkürzt als in der breiten Innenfahne (Fig. P). Die Wimperzellen tragen nur auf der Ventralseite Wimpern. Die Haken sind besonders lang und dünn. An den Bogenfasern sind die Fortsätze der distalen Zellen zu besonders kräftigen Häkchen ausgebildet. Die im distalen Federteil erst langen und schmalen

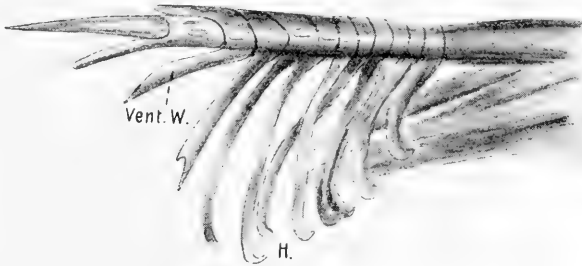


Fig. P.

Hakenfaser aus dem distalen Teile der schmalen Außenfahne einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Haken gehen nach dem proximalen Teil in kleine und plumpe über. Die von MASHA aufgestellten 2 Gruppen der Hakenfasern mit langen und schmalen und solchen mit kurzen und breiten Haken gehen kontinuierlich ineinander über.

Nach der vorstehenden Beschreibung tritt also in der Schwungfeder gegen die proximalen Abschnitte zu eine Abnahme der Differenzierung hervor, und zwar finden sich bei derselben Feder in kontinuierlicher Reihe alle Formen, welche MASHA als typisch für Schwungfedern verschiedener Vögel angibt.

Was die Steuerfedern anbelangt, so zeigt ihr Bau große Übereinstimmung mit dem der Schwungfedern. In der Federspitze weisen die Hakenradii ebenso wie die Schwungfedern 8 lange Haken auf. Bei *Columba palumbus* finden sich sogar 12 Haken, und in den Bogenfasern sind die Endzellen mit deutlich ausgebildeten Häkchen versehen (Fig. Q).

Wie die Radien, so sind auch die Rami der Taubenschwungfedern stark differenziert. Nach MASHA sind die Federäste seitlich abgeplattete, bandähnliche Gebilde (Fig. R), die bei ihrem Ursprung am Kiel am höchsten sind, in ihrem Verlaufe aber

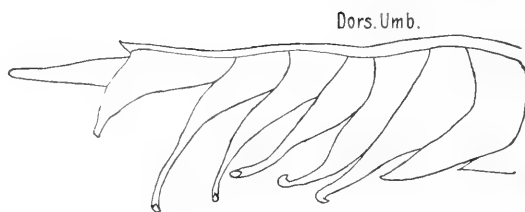


Fig. Q.

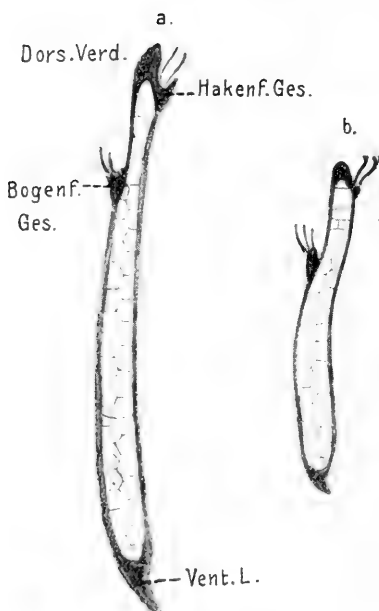


Fig. R.

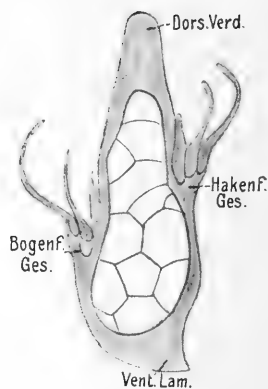


Fig. S.

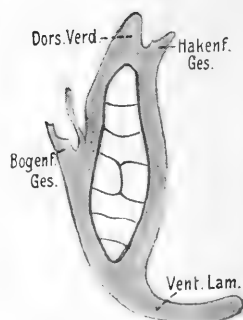


Fig. T.

Fig. Q. Endzellen einer Bogenfaser einer Steuerfeder von *Col. palumbus*.

Fig. Ra—c. Ramusquerschnitte einer Schwungfeder von *Col. livia*, vom proximalen Ende eines Ramus zum distalen fortschreitend. Nach MASHA.

Fig. S. Ramusquerschnitt einer kleinen Schwungfeder von *Col. livia* nach MASHA.

Fig. T. Ramusquerschnitt einer Schwungfeder von *Caprimulgus europaeus* nach MASHA.

an Höhe abnehmen und schließlich in feine Spitzen auslaufen. Sie bestehen im Innern aus einer von großen luftgefüllten Zellen gebildeten Marksubstanz. Diese Markzellen können nach 2 Typen angeordnet sein:

1. Unregelmäßig mehrschichtig, wie in den Rami der Federn der meisten Vögel (Fig. R u. S).

2. Regelmäßig einschichtig, wie in den Rami der Schwungfedern der Caprimulgiden und Eulen (Fig. T). Die Markzellen sind in einer einzigen Schicht übereinander gelagert und nur selten sind unregelmäßig polygonale Zellen eingeschoben, die die sonst einfache Reihe zu einer mehrschichtigen machen.

Diese Aufstellung MASHA's gibt die Verhältnisse nicht völlig wieder, da man bei den Rami mit mehrschichtiger Marksubstanz 2 ganz verschiedene Anordnungstypen unterscheiden kann. In dem einen Fall sind die meist fünfeckigen Zellen in 2 regelmäßigen Lagen angeordnet, so daß ihre inneren Zellränder wie die Zellen der Bienenwaben ineinander greifen. Mit zunehmender Breite der Rami nimmt auch die Höhe der Zellen zu (Fig. Ra, b). Übersteigt sie eine gewisse Grenze, so wird zwischen beide Zellenreihen eine dritte eingelagert (Fig. Rc). Letztere Anordnungsweise führt zu den eigentlich unregelmäßig mehrschichtigen Typen mit ungleich großen und ungleich geformten Markzellen.

Diese 3 verschiedenen Typen (einreihig — mehrreihig regelmäßig — mehrreihig-unregelmäßig) finden sich oft in einem und demselben Ramusquerschnitt in allen Übergängen vor (Fig. Ra).

Was nun den allgemeinen Bau des Ramus der Taubenschwungfedern anbelangt, so stellt er, wie Fig. Ra zeigt, eine schwach gewölbte bandartige Leiste dar, deren dorsaler und ventraler Teil etwas verdickt und durch die Seitenlamellen und das Wabenwerk der Marksubstanz verbunden sind. Die Ansatzstelle der Bogenfasern liegt etwas oberhalb des oberen Drittels, in einer flachen Delle; diejenige der Hakenfasern dicht über der dorsalen Verdickung des Ramus. Jene dellenartige Vertiefung des Ramus tritt noch stärker hervor bei Schnitten, die durch die Mitte der breiten Innenfahne gehen (Fig. Rb). Sowohl die Haken- als auch die Bogenfasern erheben sich, wie schon MASHA berichtet, aus gesimsartigen Vorsprüngen, welche mit Einschnitten für die Radiuswurzeln versehen sind.

Auf einige Eigentümlichkeiten dieser Gesimse will ich noch hinweisen. Die Gesimse der Bogenfasern stellen sich im Querschnitt als die senkrechte Verlängerung und Verdickung der Seitenlamelle dar und gehen ganz allmählich in die letztere über. Nur in dem distalen Ramusabschnitt, in dem von einer Delle nichts wahrzunehmen ist, ist eine Verstärkung der ganzen anschließenden seitlichen Wand bis zu der ventralen Verdickung des Ramus zu beobachten (Fig. Rc).



Diese Verhältnisse sind bei den Hakenfasergesimsen die gleichen.

Vergleicht man die Höhe der Ansatzstellen der Bogenfasergesimse, so erkennt man, daß sie nach der Spitze des Ramus zu allmählich nach dem ventralen Teile rücken.

Nach MASHA entspringt von der ventralen Verdickung des Ramus eine Hornleiste, die sich bei den Taubenschwungfedern als eine keilförmige Zuspitzung der Hornmasse zeigt. Bei anderen Vögeln ist diese Hornleiste dünn und stark konkav. Zwischen diesen Extremen gibt es verschiedene Übergangsformen.

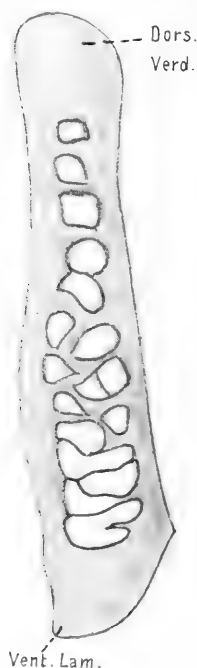


Fig. V.



Fig. U.

Fig. U. Ramusquerschnitt aus der Spitze einer großen Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. V. Querschnitt durch die Mitte eines Ramus des distalen Viertels einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. W. Querschnitt durch die Spitze eines Ramus des distalen Federviertels.



Fig. W.

Da MASHA auf den Bau der Rami in den verschiedenen Abschnitten der Feder nicht eingeht und nur so viel erwähnt, daß vom proximalen zum distalen Teil eines jeden Ramus eine Höhenabnahme und Verbreiterung der Rami stattfindet, so will ich die Verhältnisse näher darlegen.

In der Spitze der Feder ist der Bau und die Höhe der Rami in ihrem proximalen und distalen Teil wenig verschieden. Im Querschnitt stellt der Ramus eine Ellipse dar, die ventral in eine Verdickung der Hornsubstanz ausläuft, die sich in das Gesims

der Bogenfasern unmittelbar fortsetzt. Das Gesins der Hakenfasern findet sich wenig höher gelegen als das der Bogenfasern. Die Markzellen sind gegenüber der Hornmasse klein und rund (Fig. U).

In den weiter proximal gelegenen Teilen der Feder tritt an Stelle des elliptischen ein mehr rechteckiger Querschnitt mit annähernd parallelen Seitenwandungen. Die ventrale Verdickung



Fig. X.

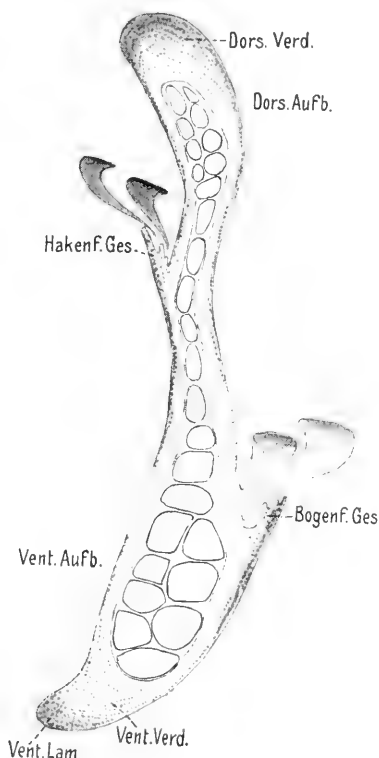


Fig. Y.

Fig. X. Querschnitt dicht an der Wurzel durch einen Ramus in mittlerer Höhe einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. Y. Querschnitt durch das distale Drittel eines Ramus in mittlerer Höhe einer Schwungfeder von *Col. livia*.

läuft in einen dicken Hornzapfen aus (Fig. V). Nach der Ramusspitze zu tritt die dorsale Verdickung als eine schwach knopfartige Wölbung hervor (Fig. W). Die Rami haben an Größe, die Markzellen an Zahl zugenommen, und gleichzeitig rücken die Haken-

und Bogenfasern mehr in den dorsalen Teil des Ramus, wobei die Seitenwände unter den Gesimsen verstärkt werden (Fig. W).

In der Mitte der Feder zeigen die Rami in ihrem proximalen und distalen Teil eine größere Gestaltverschiedenheit. Dicht am Schaft besitzt der Ramus keine Markzellen und stellt sich im Querschnitt als ein schmales, hohes, massives Band dar mit stärker verdickter dorsaler und etwas schwächer verdickter ventraler Kante (Fig. X). In mittlerer Höhe des Ramus zeigt der Querschnitt eine ähnliche Gestalt wie der in Fig. Ra abgebildete.

Weiter distal im Ramus tritt eine mittlere Einschnürung auf, in deren Bereich die Markzellen einreihig und langgestreckt sind (Fig. Y). Die ventrale Aufbauchung des Ramus ist jetzt stärker ausgebildet als die dorsale und besitzt besonders große Markzellen, jedoch ist in beiden Verdickungen die Hornrinde ungefähr gleich dick. Während das „Mittelstück“ vertikal gerichtet ist, biegt die dorsale Leiste zuerst leicht nach der einen und dann in der entgegengesetzten Richtung um. Die ventrale Aufbauchung setzt in derselben Richtung wie die dorsale an das Mittelstück an, behält diese aber bei und läuft schließlich in einen keilförmigen Fortsatz aus. Das Gesims der Hakenfasern, das sich etwas unterhalb des oberen Drittels des Ramus findet, bildet die senkrechte Verlängerung der betreffenden, nur wenig verdickten Lamelle des Mittelstückes. Das im unteren Drittel des Ramus liegende Gesims der Bogenfasern zeigt einen massiven Bau und hebt sich stärker von der hier mehr verdickten Hornlamelle des Ramus ab.

Mehr gegen die Ramusspitze hin verlängert sich das Mittelstück. Weiterhin folgen Schnitte, welche die Markzellen der dorsalen Aufbauchung in unregelmäßig mehrreihiger, die wesentlich größeren Zellen der ventralen Aufbauchung in einreihig regelmäßiger Anordnung zeigen.

Schließlich bilden, da das Mittelstück keine Markzellen mehr enthält, die Markzellen der dorsalen und ventralen Verdickung zwei getrennte Gruppen, von denen aber die ventrale ebenfalls allmählich verschwindet (Fig. Z u. A<sup>1</sup>).

Hand in Hand damit verlagert sich das Bogenfasergesims immer mehr nach der Ventralseite und das Hakenfasergesims gegen die Mitte zu, wo es gewissermaßen den dorsalen Abschluß der unteren Hälfte des Mittelstückes bildet, das jetzt nur noch wenige Markzellen aufweist. Die ventrale Hornmasse stellt im Querschnitt eine

knopfförmige Anschwellung dar, die sich auf der einen Seite in das Bogenfasergesims fortsetzt (Fig. Z).

An der alleräußersten Spitze ist das vollkommen massive Mittelstück unterhalb der Hakenfaser stärker verbreitert und geht ventral in eine Hornmasse von fast quadratischer Gestalt über, deren eine Seite das Bogenfasergesims bildet. Der Verlauf des ventralen Teiles des Ramus ist der Richtung der ursprünglichen ventralen Aufbauchung entgegengerichtet (Fig. A<sup>1</sup>). Erst hatten die Rami die Gestalt eines schwachen Bogens (Fig. Ra), dann die einer schwach gebogenen 3 (Fig. Y) und jetzt die eines schwach gebogenen Fragezeichens (Fig. A<sup>1</sup>).

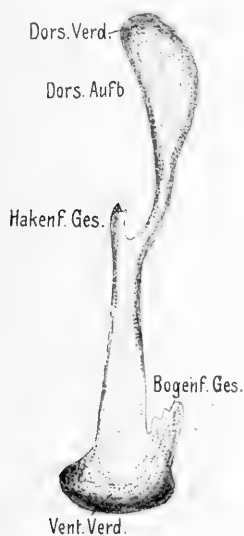


Fig. Z.

Fig. A<sup>1</sup>.

Fig. Z. Querschnitt durch den distalen Teil eines Ramus in mittlerer Höhe einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. A<sup>1</sup>. Querschnitt durch die Spitze eines Ramus in mittlerer Höhe einer Schwungfeder von *Col. livia*.

Im proximalen Fahnenteil weisen die Querschnitte der Rami im wesentlichen die nämlichen Formen auf, wie sie MASHA abbildet (Fig. R).

Bau des Schwungfederschaftes. Auf den Bau des Schaftes der Schwungfedern geht MASHA nicht ein und verweist auf die früheren Autoren, besonders auf AHLBORN.

AHLBORN gibt zum ersten Male Abbildungen von Schaftquerschnitten und geht auch auf die funktionelle Bedeutung des Schaftes ein. Nach AHLBORN ist der Querschnitt des Schaftes im Spulenteil eine Ellipse, deren große Achse senkrecht zur Federfahne steht. Beim Übergang von der Spule zum Kiel ist der Querschnitt kreisförmig mit geringer dorsaler Verstärkung der Hornmasse. Die Höhle des Schaftes füllt sich allmählich mit Markzellen. Der Kiel selbst hat einen zunächst rechteckigen, dann allmählich quadratischen Querschnitt. Die dorsale Fläche wird von einer flach gewölbten, kräftigen Hornplatte gebildet, die ventrale trägt eine Längsfurche, welche dachförmig von zwei im Querschnitt keilförmigen Platten bedeckt ist. Die Seitenwände bestehen aus schwachen, ebenen Hornplatten, über welche Rippen schräg hinabgehen.

Nach meinen Beobachtungen zeigt in der Federspitze der Schaft einen ähnlichen Bau wie die Rami. Er stellt eine schwach gekrümmte Leiste dar mit eiförmigem Markraum und starker dorsaler und ventraler Verdickung (Fig. B<sup>1</sup>).

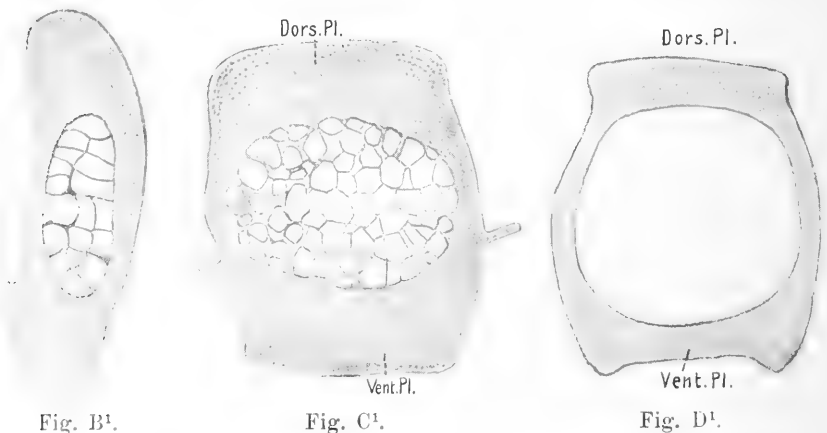


Fig. B<sup>1</sup>. Querschnitt durch die Spitze des Schaftes einer großen Schwungfeder von *Col. livia*.

Fig. C<sup>1</sup>. Querschnitt durch den distalen Teil eines Schwungfederschaftes von *Col. livia*.

Fig. D<sup>1</sup>. Querschnitt durch den distalen Teil eines Schwungfederschaftes.

Proximal geht dieser länglich-ovale Querschnitt allmählich in einen rechteckigen Querschnitt über (Fig. C<sup>1</sup>). Im Markraum sind die Zellen in regelmäßigen Reihen angeordnet: in der Medialebene laufen diese Reihen vertikal von der Dorsal- zur Ventralseite. Die

folgenden Reihen sind nach der Mittellinie konvex gebogen. Die dorsale wie ventrale Hornmasse ist von gleich mächtiger Ausbildung, und die erst nach außen gewölbten Seitenplatten stellen ebene Flächen dar. Die 4 Ecken treten allmählich als leichte Verdickungen hervor.

Auf den folgenden proximal gelegenen Schnitten tritt auf der Ventralseite eine schwache Einbuchtung auf (Fig. D<sup>1</sup>), die jedoch wieder ausgeglichen wird. Die Gestalt des ganzen Querschnittes nähert sich einem Quadrat, mit gleich stark ausgebildeten Seiten und hervorgewölbten Ecken (Fig. E<sup>1</sup>). Während die Stärke der

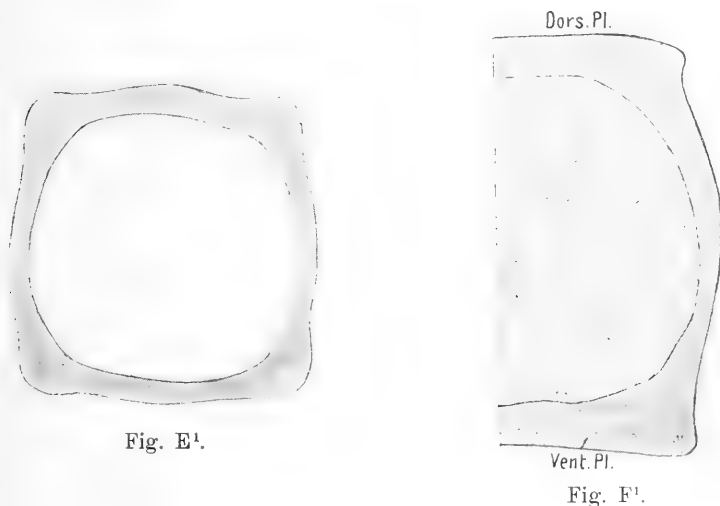
Fig. E<sup>1</sup>.Fig. F<sup>1</sup>.

Fig. E<sup>1</sup>. Querschnitt durch das distale Viertel eines Schwangfederschaftes von *Col. livia*.

Fig. F<sup>1</sup>. Beginn der typischen Anordnungsweise der Markzellen im Schaft.

Seitenplatten im Verhältnis zum Durchmesser immer geringer wird, bleibt die Ventral- und besonders die Dorsalplatte stärker ausgebildet.

Eine spez. Anordnungsweise der Markzellen tritt jetzt immer deutlicher hervor, insbesondere konvergieren die von den Seitenstücken der Dorsalplatte herabziehenden Reihen immer ausgesprochener gegen die mediale senkrechte Reihe (Fig. F<sup>1</sup>). An den Seiten sind die Markzellen groß und rund, je mehr sie aber nach der Mitte zu liegen, um so abgeplatteter und kleiner sind sie (Fig. F<sup>1</sup>).

Noch weiter proximal springen von der Dorsalplatte erst 2,

dann 4, 6 oder 8 symmetrisch gelegene senkrechte Hornlamellen in den Markraum vor, welche von der Mitte nach den Seiten an Größe

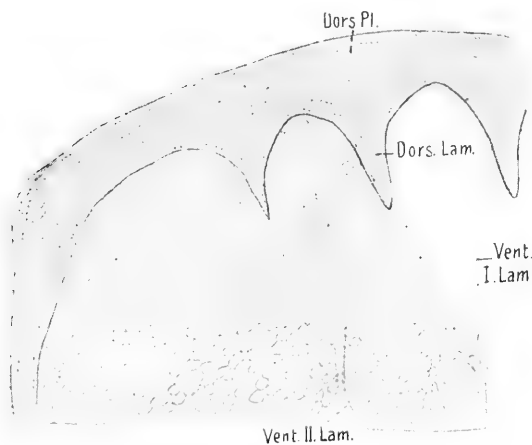


Fig. G¹.

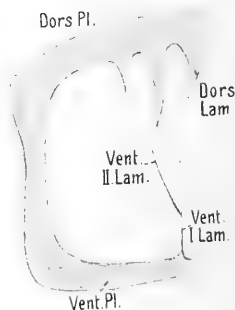


Fig. J¹.



Fig. H¹.

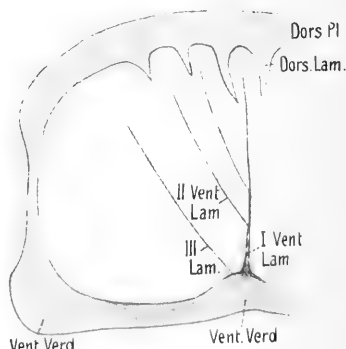


Fig. K¹.

Fig. G¹. Distaler Teil eines Querschnittes durch die Mitte eines Schwungfederschaftes.

Fig. H¹. Ventraler Teil desselben.

Fig. J¹. Querschnitt durch die Mitte eines Schwungfederschaftes.

Fig. K¹. Querschnitt durch den proximalen Teil des Kieles eines Schwungfederschaftes.

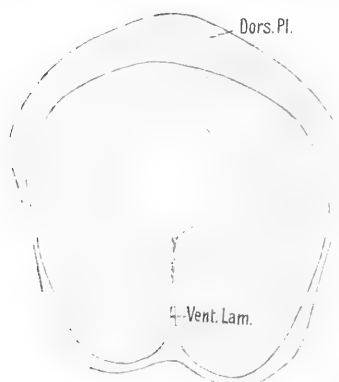
abnehmen (Fig. G<sup>1</sup>, J<sup>1</sup>, K<sup>1</sup>). Von der Mittellinie der schwach konkaven Ventralplatte erstreckt sich ein Septum von abgeplatteten massiven Zellen in den Raum zwischen die beiden mittleren dorsalen Lamellen hinein (Fig. J<sup>1</sup>). Die Reihen der Markzellen konvergieren nunmehr nicht bloß nach dem ventralen Zellenseptum, welches an Stelle der medianen, dorso-ventralen Zellenreihe (siehe oben) getreten ist, vielmehr sieht man andere Zellenreihen auch gegen die Kanten der dorsalen Septen konvergieren (Fig. G<sup>1</sup>). Letztere gehen zum Teil direkt in die ersteren über bzw. strahlen sie in Bogen gegen die Seitenplatten aus oder kehren sogar an die Dorsalplatte zurück (Fig. G<sup>1</sup>). Auch von der Basis des Mittelstranges gehen Reihen aus, die nach der Ventralwand zurückgehen oder an der Seitenwand ansetzen (Fig. H<sup>1</sup>). Der Winkel, unter dem diese Reihen an den Wänden ansetzen, ist meistens ein rechter (Fig. G<sup>1</sup>, H<sup>1</sup>). Sind bereits mehr als 2 dorsale Lamellen vorhanden, so erstrecken sich einige Zellenreihen in einem gegen das Markinnere gerichteten Bogen gegen die andere Lamelle. Diejenigen Zellenreihen, welche näher an den Kanten der Dorsallamellen ansetzen, schließen sich dagegen mit dem der benachbarten Dorsallamellen zur Bildung sekundärer Septen zusammen, welche von dem ventralen Hauptseptum schräg nach oben laufen (Fig. J<sup>1</sup>). Letzteres tritt Hand in Hand mit der stärkeren Ausbildung der mächtigen dorsalen Septen immer deutlicher hervor und erhebt sich nun von einer leistenförmigen Verdickung der Ventralplatte (Fig. K<sup>1</sup>). Während es anfangs aus einer Lage schmaler und kleiner Zellen bestand, bildet es sich nach und nach zu einer soliden Hornlamelle um, deren Zellstruktur zuweilen noch zu erkennen ist. Eine ähnliche Umbildung erfahren die sekundären Septen. Fast alle in Kurven angeordneten Markzellen zeigen eine mehr oder weniger starke Abplattung in der Richtung der Kurven.

Hand in Hand mit der Ausbildung des Lamellensystems geht eine Änderung der Gestalt des Kieles. Die Breite wird nun bedeutend größer als die Höhe. Die dorsale Platte ist stärker nach außen gekrümmt, verdickt sich mehr und mehr, während ihre verdickten Ecken weniger deutlich hervortreten (Fig. G<sup>1</sup>, J<sup>1</sup>, K<sup>1</sup>). Die ventrale Platte dagegen nimmt an Masse ab und behält die Hervorwölbung der Ecken bei (Fig. H<sup>1</sup>). Der nach innen gerichtete, das Septum tragende Wulst tritt stark hervor, während sich zu seinen beiden Seiten die Ventralplatte verdünnt (Fig. K<sup>1</sup>). Außer den früher erwähnten Septen und Zellenreihen treten jetzt weitere Zellenreihen

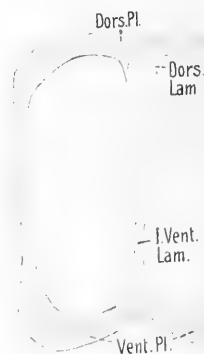


hervor, welche von den Seiten des Ventralwulstes nach den Ecken der Dorsalplatte führen (Fig. K<sup>1</sup>). Die Seitenwände haben sich noch mehr verschmälert, trotz der Breitenzunahme des Querschnittes. Das Verhältnis ihrer Wanddicke zum Durchmesser des Kieles ist von 0,2:1 auf 0,025:1 zurückgegangen.

Geht der Kiel in die Spule über, so rundet sich der Querschnitt immer mehr ab, während die ventrale Einbuchtung anfangs noch erhalten bleibt (Fig. L<sup>1</sup>). Etwas über der Mitte des Querschnitts entsteht ein Raum, der nicht mehr von Markzellen ausgefüllt ist. Nach diesem erstreckt sich das ventrale Septum, während die dorsalen Septen immer mehr zurückgebildet werden. Die Höhlung nimmt allmählich auf Kosten der Markzellen zu. Vom ventralen Hauptseptum gehen immer noch Zellreihen aus, welche gegen den Hohlraum schräg verlaufen. Die mehr seitlich gelegenen Zellreihen nehmen einen radialen Verlauf.

Fig. L<sup>1</sup>.

Übergang des Kieles in die Spule.

Fig. M<sup>1</sup>.

Querschnitt durch die Mitte eines Steuerfederschaftes von *Col. livia*.

Mit der Ausbildung der Höhlung nimmt auch die Wandstärke des Schaftes ab. Der bisher rechteckige Querschnitt des Schaftes wird wieder quadratisch, dann kreisförmig und schließlich oval, während die Markzellen ganz verschwinden.

Die Schäfte der kleinen Schwungfedern und der Steuerfedern zeigen im Bau einen ähnlichen Typus, wie ihn AHLBORN angibt, nur hat dieser hier das regelmäßige Markzellensystem im Inneren übersehen. Der Querschnitt des Schaftes behält bis kurz vor dem Übergang in die Spule die Form eines aufrechten Rechteckes bei (Fig. M<sup>1</sup>).

Das von der Dorsalplatte entspringende Lamellensystem ist bei diesen Formen nur schwach entwickelt. Die äußeren Septen werden gewissermaßen nur angedeutet, während das von der Ventralwand entspringende Zellensystem schon ziemlich weit vom Spulenende eine mächtige, massive Ausbildung erfährt. Dieses Septum erstreckt sich bis dicht unter den Dorsalbalken.

## I<sub>2</sub>. Das Verhältnis des Baues zur mechanischen Beanspruchung der Federn.

Wir haben nun den Bau der einzelnen Teile der Federn in bezug auf die an sie gestellten mechanischen Ansprüche zu besprechen. Zuvor müssen wir kurz die Wirkung des Luftwiderstandes auf die Flügel betrachten. Aus den Arbeiten von STRASSER und v. PARSEVAL geht folgendes hervor:

Da die Rumpf- und Flügelbasis etwas aufgerichtet sind und ihre Unterflächen wie eine Drachenfläche gegen die Luft sich bewegen, so muß ein periodisch wechselnder Luftwiderstand erzeugt werden, der eine vertikale, stets nach oben gerichtete Komponente hat. Der an den Flügeln erzeugte vertikale Luftwiderstand hat offenbar um die Mitte des Niederschlages ein Maximum und vor der Mitte der Hebung ein Minimum.

Ich gehe nun zur Besprechung der Haken- und Bogenfasern über. AHLBORN schreibt über diese folgendes: „Die Fiedern, Hähchen und Zähnnchen liegen so dicht über- und nebeneinander, daß sie das Licht nur gedämpft hindurchtreten lassen. In den feinen capillaren Spalten, welche die zahlreichen zarten Gebilde der Federfläche zwischen sich lassen, erfährt die Luft beim Niederschlag des Flügels so bedeutende Widerstände, daß sie unter den herrschenden Druckverhältnissen so gut wie völlig am Durchtritt verhindert wird. So ist es zu verstehen, wenn die Federfahne oder der Flügel geradezu als luftdichte Fläche bezeichnet wird.“ Nach meinen Beobachtungen wird eine luftdichte Fläche auf folgende Weise erzeugt.

Wirkt ein Luftdruck von unten senkrecht gegen die Feder, so werden die nach unten herabhängenden Ventrallamellen der Hakenfasern (Fig. N<sup>1</sup>) nach oben, gegen den verdickten, umgekrempten dorsalen Rand der nächstfolgenden Faser gedreht, so daß ein luftdichter Verschluß zustande kommt. Dieselbe Wirkung wird der Druck gegen die Bogenfasern haben, indem auch hier die ventralen Lamellen gegen die dorsalen Umkrempungen der nächstfolgenden

Bogenfasern gedrückt werden (Fig. O<sup>1</sup>). Die Bogenfasern, welche annähernd rechtwinklig unterhalb der Hakenfaserreihe des nächstfolgenden Ramus liegen, überdecken, von unten her gesehen, den distalen Häkchen tragenden Teil der Hakenfasern (Fig. P<sup>1</sup>). Dabei ist zu beachten, daß in den Bogenfasern und ebenso in den Hakenfasern die dorsalen Leisten und ventralen Lamellen beinahe unter

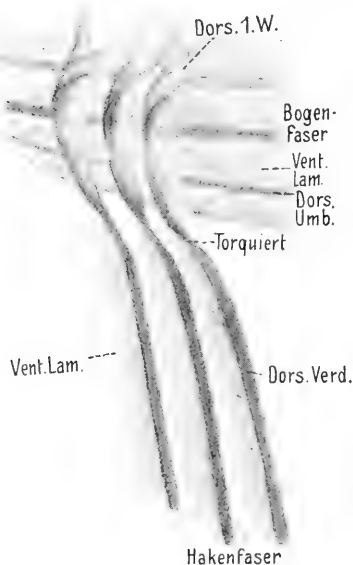
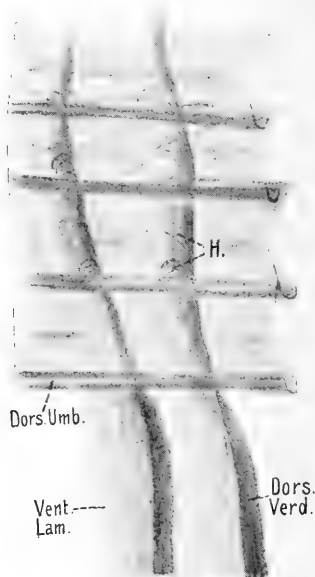
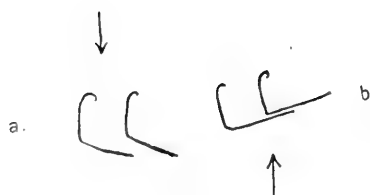
Fig. N<sup>1</sup>.Fig. P<sup>1</sup>.Fig. O<sup>1</sup>.

Fig. N<sup>1</sup>. Lage der Haken- und Bogenradii. Ansicht von oben.

Fig. O<sup>1</sup>. a Öffnung der Lamellen bei einem von oben auf die Federfahne wirkenden Drucke. b Verschuß der Lamellen bei einem Druck von unten.

Fig. P<sup>1</sup>. Lage der Haken- und Bogenradii. Ansicht von unten.

einem rechten Winkel gegeneinander gebogen sind. Diese Umbiegung hat einerseits die Bedeutung, daß nur eine geringe Drehung der Ventrallamellen nötig ist, um den vollkommenen Verschuß zu erzielen, andererseits wird durch sie der Durchbiegung der Radien bei starkem Druck mehr Widerstand geleistet, als wenn die Radien die Gestalt von ebenen Bändern hätten.

Der distale Häkchen tragende Teil der Hakenradii ist, wie schon MASHA gesehen hat, um etwa  $90^{\circ}$  gegen den proximalen, mit der Ventrallamelle ausgestatteten Teil gedreht (torquiert) (Fig. N<sup>1</sup> und P<sup>1</sup>). Die einzelnen Häkchen ihrerseits sind nun wieder gedreht und liegen quer über der Faser (Fig P<sup>1</sup>), so daß sie in die ihnen entgegenkommenden umgekrempten Dorsalleisten der Bogenfasern eingreifen. Das ganze System ist nun derartig ausgebildet, daß unter der Wirkung des von unten kommenden Luftdruckes, welcher in der eben beschriebenen Weise die Drehung der Ventrallamellen und ihre feste Anschmiegung an die Dorsalleisten bewirkt, die Häkchen nicht aus den umgekrempten Kanten der Bogenfasern herausgedreht werden, sondern sich nur strecken, ihre uhrfederartige Krümmung ausgleichen und längs der betr. Krempe nach außen bis zu den Zähnchen gleiten, die schon von MASHA als Arretierungsvorrichtungen angegeben worden sind.

Bei einem Druck von oben gegen die Federn werden die Lamellen wieder geöffnet und nach unten gedreht (Fig. O<sup>1a</sup>), so daß die Luft ungehindert durch die Spalten passieren kann, die Fasern also der Luft nur geringen Widerstand entgegenstellen.

Es wird also trotz der Vielgliedrigkeit durch eine Jalousievorrichtung eine luftdichte Fläche gebildet. Wir haben hier innerhalb der einzelnen Feder im kleinen ein Gegenstück zu dem bekannten Ventilapparat, welchen die breite Außenfahne und die schmale Innenfahne der Schwungfedern bilden.<sup>1)</sup>

Betrachten wir nun die Wirkung des Luftwiderstandes auf Rami und Schaft der Feder. Bei dem Niederschlag ist nun die senkrecht gegen die Federn wirkende Kraft bestrebt, Kiele wie Rami nach oben umzubiegen, bei dem Heben dagegen nach unten, doch ist die Kraft beim Flügelhub, wie wir gesehen haben, viel geringer. Die Wirkung des Luftwiderstandes speziell auf den in einem Grübchen der Knochen eingelehteten Schaft, stellt sich dar als die Belastung eines Balkens, der an einem Ende in horizontaler Lage frei vorstehend eingemauert ist. Wie bei dem Balken durch Belastung eine Biegung hervorgerufen wird, so auch beim Schaft und den Rami. Und ebenso wie in dem gebogenen Balken Zug- und Drucktrajektorien entstehen, welche sich selbst und die Oberfläche senkrecht schneiden, so werden solche Trajektorien auch in dem gebogenen Schaft und dem Ramus entstehen. Die Maxima

---

1) Vgl. AHLBORN u. A.

der Zug- und Druckspannungen liegen an der dorsalen und ventralen Grenzfläche.

Nach der Mitte des Querschnittes zu gehen die Zug- und Druckspannungen ineinander über (neutrale Faser).

Speziell über die Rami der Handschwingen sagt AHLBORN treffend: „Die Fiederlamellen stehen senkrecht zur Ebene der Federfahne, also hochkantig wie die Deckbalken eines Hauses und infolgedessen ist die Feder besonders dazu geeignet, einem senkrecht zur Federfahne erfolgenden Drucke Widerstand zu leisten und auf diese Weise den Körper zu heben und zu tragen.“

Diese hochkantigen Deckbalken sind nun nicht, wie ich ergänzend bemerken will, aus massiver Hornmasse gebaut, sondern sie bestehen, wie oben gezeigt wurde, aus einem Mantel von fester Hornsubstanz, an den sich nach innen zu das maschige Markgewebe anschließt. Aus Materialersparnis ist die wenig mechanisch beanspruchte in der ventralen Faser liegende Füllung aus weniger widerstandsfähigem Material gebaut. Dorsal und ventral, also an den Stellen, wo die Druck- und Zugspannungen am größten sind, wenn die Balken in senkrechter Richtung belastet werden, ist die Rinde in den meisten Fällen stärker verdickt (Gurtungen der Träger), während die Seitenwände nur geringe Stärke aufweisen. Daß die Seitenwände der Rami nur einen geringen Druck und Zug aushalten, erkennt man beim Schneiden der Rami. Schneidet man nämlich senkrecht zu den Seitenflächen, so tritt leichter ein Zerreißen der Schnitte ein, als wenn die Schnittrichtung senkrecht zur dorsalen oder ventralen Verdickung läuft.

Bei weiterer Betrachtung stellt sich nun ferner heraus, daß bei den Federn auch die „vorteilhaftesten Querschnitte“, wie sie bei jedem eisernen Träger zur Anwendung kommen, verwirklicht sind, d. h. es soll, wie GEBHARDT hervorhebt, mit einem Minimum von Material noch etwas mehr erreicht werden, als den normalerweise zu erwartenden Druck- und Zugmaxima entspricht.

Es können mehrere Typen von Querschnitten diesen Forderungen entsprechen.

Einmal kann die vertikale Achse verlängert sein, da die Festigkeit dem Quadrate der Entfernungen der Gurtungen proportional ist. Hierher gehören die Rami, deren Querschnitt besonders hoch und schmal ist (Fig. R<sup>1a</sup>).

Zweitens kann eine Versteifung schmaler Rami durch eine gegen den Schaft gerichtete konkave Biegung erzielt werden (Fig. Ra, Y),

infolgedessen der Ramus wie ein in der Technik verwendetes Rinneneisen wirkt (Fig Q<sup>1</sup>d, e). Drittens kann auch die Form von Winkeleisen (Fig. Q<sup>1</sup>b, c), welche in höherem Maße als Rinneneisen die Biegungsfestigkeit gewährleisten, kopiert werden. Eine erste Andeutung dieses Typus findet sich bei solchen Rami, deren ventrale, im Querschnitt keilförmige Leiste, etwas nach der Seite abgebogen ist (Fig. R). Ist diese umgebogene Lamelle noch stärker ausgebildet (Fig. S, W), so haben wir ein Gebilde von typischem Bau und ebenso der Funktion eines Winkeleisens vor uns, wobei allerdings auch, im Falle einer sehr starken und schmalen Ausbildung, die von MASHA angenommene Bedeutung, nämlich die Herstellung

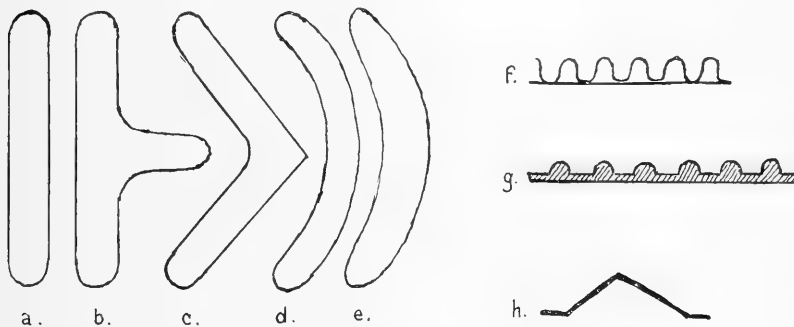


Fig. Q<sup>1</sup> nach GEBHARDT.

b, c Winkeleisen; d, e Rinneneisen; f, g Wellblech; h Winkeleisen.

einer zusammenhängenden ventralen Schlußplatte der Rami, in Betracht kommen könnte. Ein besonders schönes Beispiel einer mächtigen Ausbildung dieser „Winkeleisen“ zeigen die Ramiquerschnitte der Schwungfedern von *Caprimulgus europaeus* (Fig. T).

Eine noch höhere Biegungsfestigkeit wird durch die Ausbildung der in einer Ebene biegungsfesten einfachen und doppelten T-träger erzielt, wie sie in der Technik bekanntlich vielfache Verwendung finden. Tatsächlich zeigen bei etlichen Vögeln die Ramusquerschnitte der Schwungfedern die Form einfacher T-träger, wie schon HAECKER für *Sialia* angedeutet hat. Speziell auch in den mittleren Teilen der Schwungfedern der Tauben nehmen die Ramusquerschnitte gegen die Ramusspitze die Form doppelter T-träger an, wie die Figg. X, Y, Z, A<sup>1</sup> ohne weiteres zeigen. In den mittleren Abschnitten des Ramus besteht die ventrale Gurtung aus fester Hornsubstanz und

einer Markfüllung (Fig. Y), während in den distalen Ramusquerschnitten die ventrale Gurtung im Gegensatz zur dorsalen nur aus massiver Hornsubstanz besteht (Fig. A<sup>1</sup>).

Erwähnt sei noch, daß speziell die im ganzen einer schwach gebogenen 3 oder einem Fragezeichen ähnelnden Ramusquerschnitte, ähnlich den beim Häuserbau verwendeten S-Eisen, ein besonders hohes Maß von Zug- und Druckfestigkeit gewährleisten.

Wird die Feder konstant nur nach einer Seite auf Druckfestigkeit beansprucht, wie dies im Gegensatz zu den Schwungfedern z. B. bei den Brustfedern der Fall ist, so wird ähnlich wie in der Technik bei einseitiger Druckbelastung von Hohlröhren, die Druckseite verstärkt. Es entstehen auf diese Weise birnenförmige Querschnitte, die den birnenförmigen Ramiquerschnitten der Brustfedern ähnlich sind (vgl. Fig. F, G und Fig. 1—3 mit Fig. R<sup>1</sup>).

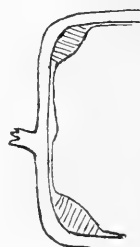
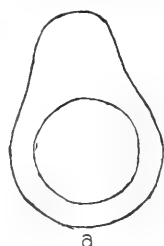
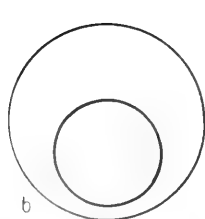
Fig. S<sup>1</sup>.Fig. R<sup>1</sup>.Fig. T<sup>1</sup>.

Fig. R<sup>1</sup>. Nach GEBHARDT. Hohlröhren für einseitigen Druck.

Fig. S<sup>1</sup>. Nach HABERLANDT. Schematischer Querschnitt eines Blattes von *Phoenix dactylifera*.

Fig. T<sup>1</sup>. Wirkung eines Druckes auf einen Hohlzylinder.

Infolge der besonderen Form und Anordnung der Bogen- und Hakenfasergesimse, welche, wie wir sahen, meist einer Biegung des ganzen Ramus aufsitzen und gewissermaßen nur die dorsale Verbreiterung der Seitenwandung darstellen (Fig. Ra u. b), wird der auf die Radi ausgeübte Druck und Zug unmittelbar auf den ganzen Ramus übertragen. Nur wenn die Biegung des Ramus nicht vorhanden ist und die Gesimse sich stärker von der Wand abheben, machen die auf das Gesims lastenden Kräfte eine besondere Verstärkung der anschließenden ventralen Seitenwand notwendig (Fig. Rc). Da außerdem nach der Spitze der Rami zu die Haken- und besonders die Bogenradii ventralwärts rücken, so werden die durch den Niederschlag erzeugten Zugkräfte in der ventralen Gurtung selber kompensiert.

Die Gesimse selbst können auch zur Versteifung der Seitenwandungen dienen, so wie in der Technik dünne Platten durch angesetzte Rippen oder Leisten gegen Biegung versteift werden oder wie bei manchen Pflanzen durch Ausbildung von Dornen und Zapfen eine Versteifung dünner Seitenwandungen erzielt wird (z. B. bei *Phoenix dactylifera*) (Fig. S<sup>1</sup>).

Die stärkere Belastung eines Balkens ist immer mit einer Änderung seines Querschnittes verbunden, die die Elastizitätsgrenze nicht überschreiten darf. Speziell bei einem Balken von der Gestalt eines hohen und schmalen Ramus, dessen Kanten verdickt sind, wird bei einer stärkeren Belastung eine Wölbung der dünnen Seitenwände nach außen hin stattfinden (Fig. T<sup>1</sup>), wie eine solche auch auf Schnitten senkrecht zu den Gurtungen des Ramus zuweilen als Wirkung des Messerdruckes zu beobachten ist. Zur Erhaltung des Querschnittes dienen nun die Markzellen, die, wie wir sahen, sich meist in sehr charakteristischer Anordnung zeigen und infolgedessen als sekundäres Stützsystem dienen. Man wird bei der Anordnungsweise der Markzellen ohne weiteres an die durch quergestellte Diaphragmen gefächerten Luftgänge von Papyrus, Juncus u. a. erinnert (HABERLANDT).

Bei den breiteren Rami der Handschwingen vieler Vögel genügt die regelmäßig einschichtige Anordnungsweise nicht mehr zur Aufrechterhaltung des Querschnittes, die Markzellen sind dann in zwei regelmäßig ineinander geschachtelten Reihen (Fig. Ra, b) oder bei noch stärkerer Verbreiterung des Querschnittes in drei Reihen unregelmäßig angeordnet (Fig. Rc).

Je mehr eine Feder als Flugwerkzeug dient, um so ausgeprägter



ist die beschriebene Anordnungsweise der Markzellen, und zwar hängt, wie wir kurz zusammenfassen können, die Art der durch die Marksubstanz bewirkten Unterstützung einerseits von der Beschaffenheit der Seitenwandung, andererseits von der Breite des Ramusquerschnittes ab.

Die Rami finden ihr Widerlager im Schaft. Sie setzen sich in die von AHLBORN erwähnten Rippen fort, die an den Seiten des Schaftes von der Dorsal- zur Ventralplatte ziehen. Auf diese Rippen werden also in erster Linie die von den Rami ausgeübten Zug- und Druckkräfte übertragen, sie stellen demnach eine wirksame Versteifung der Seitenwandung dar, ähnlich wie die Gesimse an den Rami.

AHLBORN sagt über die Funktion des Schaftes: „Die Natur hat einen elastischen Träger von vorzüglicher Beschaffenheit unter minimalem Substanzverbrauch geschaffen. Man erkennt, daß die gewölbten Horntafeln der Ober- und Unterseite sowie die hochkantig stehenden Seitenplatten geeignet sind, einen senkrecht zur Flügelfläche erfolgenden Druck auszuhalten, während ein seitlicher Druck leichter eine Durchbiegung hervorrufen würde.“ Das Verhältnis der vertikalen zur horizontalen Biegsamkeit ist nach AHLBORN z. B. bei einer Schwungfeder von *Aquila fulvus* 4:9.

Bei den Federn der Handschwingen der Felsentaube liegen nach meinen Beobachtungen die Verhältnisse folgendermaßen: der Schaft stellt einen rechteckigen Balken dar, der eine weniger stabile Füllung und eine starke dorsale und ventrale Platte aufweist, welche letztere infolge einer schwachen Einbuchtung das Aussehen und die Funktion eines Welleneisens aufweist (vgl. Fig. D<sup>1</sup>, J<sup>1</sup> u. Q<sup>1f</sup>, g).

Da wo der Schaftquerschnitt ein Quadrat darstellt, wölben sich, wie oben gezeigt, die Ecken stark hervor (Fig. E<sup>1</sup>). Diese Anordnung der Hornsubstanz repräsentiert die einfachste Form eines mechanischen Systems in einem zylindrisch biegungsfesten Organ. Es stellt die Kombination zweier Doppel-T-Träger dar, die die neutrale Achse gemeinsam haben. Die einzelnen Gurtungen werden unter sich durch tangentielle Verbände, die Dorsal-, Ventral- und Seitenplatten, zusammengehalten. Eine überraschend enge Parallele findet diese Ausbildung im Aufbau der quadratischen Stengel der Labiaten, in denen das biegungsfeste Bastmaterial auch in den hervorgewölbten Ecken ausgebildet ist (HABERLANDT, Fig. U<sup>1</sup>).

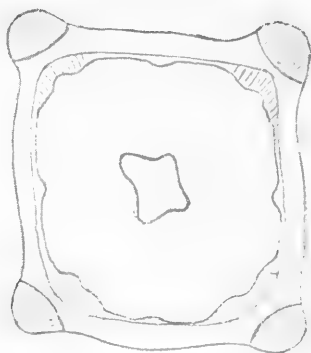
Während im proximalen Schaftteil auf der Dorsalseite die Gurtungen zu einer massiven stark gewölbten Platte verschmolzen sind, bleiben auf der Ventralseite die Gurtungen erhalten. Der Schaft-

querschnitt erinnert dann an den Querschnitt einer Ranke von *Cyclanthera explodens*, deren dorsale Seite stark gewölbt ist und ein balkenförmiges Bastbündel einschließt, während in den ventralen Ecken Bastgurtungen ausgebildet sind (HABERLANDT, vgl. Fig. J<sup>1</sup> u. U<sup>1</sup>).

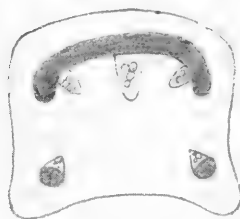
Die Wölbung der Dorsalplatte des Schaftes bedingt schon ein gewisses Maß von Biegefestigkeit in der dorsoventralen Richtung. Verstärkt wird diese noch erheblich durch das in das Innere ragende Dorsallamellensystem. Diese allmählich aus der Dorsalplatte entspringenden massiven Hornlamellen geben der ganzen Dorsalseite das Aussehen einer nach außen konvexen Wellblechkonstruktion und haben mit dieser eine hohe Biegefestigkeit in der Richtung der Lamellen gemein (Fig. Q<sup>1</sup>g, h u. G<sup>1</sup>, J<sup>1</sup>, K<sup>1</sup>). Solche Wellblechkonstruktionen finden sich auch im Bau der Käferflügeldecken und in Stengelprofilierungen von Pflanzen in anderer Form wieder (GEBHARDT).

Während nach dem proximalen Teil des Schaftes die Dorsalplatte durch Ausbildung der Wellblechkonstruktion verstärkt wird, erfährt die Ventralseite durch Ausbildung einer Gurtung in der Mitte der Seite eine Versteifung (Fig. K<sup>1</sup>).

Dorsal- und Ventralseite sind also biegefest gebaut, die Seitenwandungen des Schaftes dagegen sind nur wenig widerstandsfähig gegen Zug- und Druckkräfte. Das Verhältnis der Dicke der Seitenwandungen zum gesamten Durchmesser des Schaftes sinkt allmählich von 0,2 : 1 bis auf 0,025 : 1. Bei diesen kombinierten Gurtungen, wie sie der Schaft darstellt, darf die Wanddicke ein Mindestmaß nicht überschreiten, da sonst durch Querspannungen, die bei der Belastung auftreten, leicht ein Einknicken der dünnen Wandungen erfolgen kann.

Fig. U<sup>1</sup>.

Nach HABERLANDT. Schematischer Querschnitt durch ein Stengelinternodium von *Lamium album*. In den 4 Ecken Collenchymgurtungen.

Fig. V<sup>1</sup>.

Nach HABERLANDT. Schematischer Querschnitt durch eine Ranke von *Cyclanthera explodens*. Dorsaler Collenchymbalken und ventrale Collenchymgurtungen.

Wie in den Rami so wird auch im Schaft durch eine besondere Anordnungsweise der Markzellen ein Aussteifungssystem erzielt. Bei den Pflanzen bestehen diese Einrichtungen in den oben erwähnten Diaphragmen oder bei Cyperaceen in häufig verzweigten Zellfäden, welche im ganzen in der Querrichtung verlaufen (HABERLANDT). Wie im Knochen die HAVERS'schen Lamellen in sogenannten Spannungstrajektorien angeordnet sind, so sind auch hier die Markzellen in bestimmten Zug- und Druckrichtungen aneinander gereiht. Die erste Andeutung einer solchen Anordnung der Markzellen findet sich ungefähr dann, wenn die Dicke der Seitenwandung des Schaftes ein Zehntel des Schaftdurchmessers beträgt (Fig. C<sup>1</sup>). Bei fort-dauernder Abnahme der Stärke der Seitenwandungen tritt auch die Anordnung der Markzellen deutlicher hervor.

Die Hauptrichtung, in welcher die Markzellen im Querschnitt beansprucht werden, liegt in der Medianebene des Schaftes, und hier finden sich demgemäß besonders ausgeprägte dorso-ventrale Reihen von Markzellen. Entsprechend den nach den Seiten um-biegenden Spannungskurven nehmen die anderen Reihen von Mark-zellen einen gebogenen, nach der Mittellinie der Seitenplatte ge-richteten Verlauf. An den Stellen größter Beanspruchung, nämlich in der Mittellinie, findet eine Anhäufung von widerstandsfähigem Material statt, d. h. die Markzellen werden in der Richtung ihrer hauptsächlichen Beanspruchung abgeplattet, sie werden lang und schmal, auch kleiner und zum Teil mit fester Hornsubstanz ausge-füllt, während sie an den Stellen geringerer mechanischer Bean-spruchung noch groß und kuglig sind (Fig. F<sup>1</sup> u. G<sup>1</sup>). Bei den Knochen ist an den Stellen größter Beanspruchung eine Verdickung oder Ausfüllung der Rundmaschenspongiosa zu beobachten (GEBHARDT).

Diese allmählich immer mehr verhornte Ventrallamelle springt mit ihren sekundären Lamellen in die zwischen den dorsalen Lamellen gelegenen Ausbuchtungen des Markraumes vor (Fig. J<sup>1</sup> u. K<sup>1</sup>), so daß ein Querschnittsbild entsteht, das an ein Blatt mit den in die Blattlappen hineinragenden Seitenrippen erinnert.

Indem nun die sekundären Lamellen durch weitere Zellenreihen mit den dorsalen in Verbindung stehen (s. oben S. 379 u. Fig. G<sup>1</sup>), wird ein auf die Mitte der Ventralwand wirkender Druck über die primären und sekundären Ventrallamellen und die eben genannten Zellreihen nach der Dorsalplatte geleitet und so eine Versteifung des ganzen Querschnitts erzielt.

Endlich wird durch die von den Lamellen der Dorsal- und

Ventralplatte gegen die Dorsal- und Ventralplatte selbst, zum großen Teil aber gegen die Seitenwänden ausstrahlenden und dort fast senkrecht ansetzenden Zellreihen, eine wirksame Unterstützung der schwachen Seitenplatten und ihre stabile Verbindung mit der massiven Dorsal- und Ventralplatte hergestellt, so daß sie gegen Einknickung geschützt sind.

Der rechteckige Querschnitt des Kieles geht in der Spule in einen kreisförmigen und schließlich elliptischen über (Fig. R<sup>1</sup>). Diesen Formen entspricht eine Biegeungsfestigkeit, auf die schon AHLBORN hingewiesen hat. Auch hier erkennt man wieder, daß der Schaftquerschnitt dieselbe Gestalt hat wie der Querschnitt durch einseitig biegeungsfeste Röhren, die in der Technik Verwendung finden (vgl. Fig. L<sup>1</sup> u. R<sup>1</sup>). Die Markzellen sind den Zug- und Druckkräften entsprechend mehr und mehr radiär angeordnet.

In den Schwanzfedern ist infolge der nach außen stark ausgebildeten „Welleneisenkonstruktion“ der Ventralseite die innere „Wellblechkonstruktion“ der Dorsalseite zurückgebildet (Fig. M<sup>1</sup>). Infolge der vertikalen Vergrößerung des Querschnitts und der Verdünnung der Seitenwände ist hier ferner das sekundäre Stützsystem der Markzellen stark ausgebildet, und besonders ist der Mittelstrang vollkommen massiv und mächtig gebaut. Wie die in der Fahrradindustrie und Flugtechnik verwendeten Röhren, welche vielfach im Interesse einer stärkeren Biegeungsfestigkeit durch eine Scheidewand geteilt werden, so erscheint auch im Kiel der Schwanzfedern durch die stark entwickelte Ventrallamelle der Markraum halbiert.

### I<sub>3</sub>. Über die systematische Bedeutung der Federstruktur.

HAECKER hat die Frage berührt, ob vielleicht die Form der Ramusquerschnitte eine systematische Bedeutung haben kann, und hat darauf hingewiesen, daß sich die im Querschnitt birnenförmigen Rami sowohl bei den Federn der *Columbae* als auch bei denjenigen der *Lari-Limicolae*, die von neueren Systematikern in eine nähere Beziehung gebracht werden, vorfinden.

Ich habe aber festgestellt, daß schon innerhalb der einzelnen Federn die Ramusquerschnitte je nach ihrem Abstand vom Schaft verschieden und daß diese verschiedenen Formen durch Übergänge verbunden sind.

Insbesondere ist zu konstatieren, daß bei Vertretern aus allen Ordnungen, namentlich in den Brustfedern, die Rami birnenförmige Querschnitte aufweisen; jedoch ist die Ausbildung der Birnenformen bei den verschiedenen Vögeln nicht immer gleich ausgeprägt.

Als Beispiele führe ich die plump birnenförmigen Querschnitte der Rami von *Podiceps*, *Anas* und *Turdus* (Fig. W<sup>1</sup>) und die wie bei den Tauben (Taf. 22 und Fig. F) ausgebildeten Ramiquerschnitte bei *Phytotoma*, *Pithylus* und *Falco* an (Fig. Y<sup>1</sup>). Zwischen diesen beiden extremen Formen liegen die Ramusquerschnitte der Brustfedern von *Perdix petrosa* und *Mergus* u. a. (Fig. X<sup>1</sup>). Die Zahl dieser Beispiele ließ sich noch beliebig vermehren.

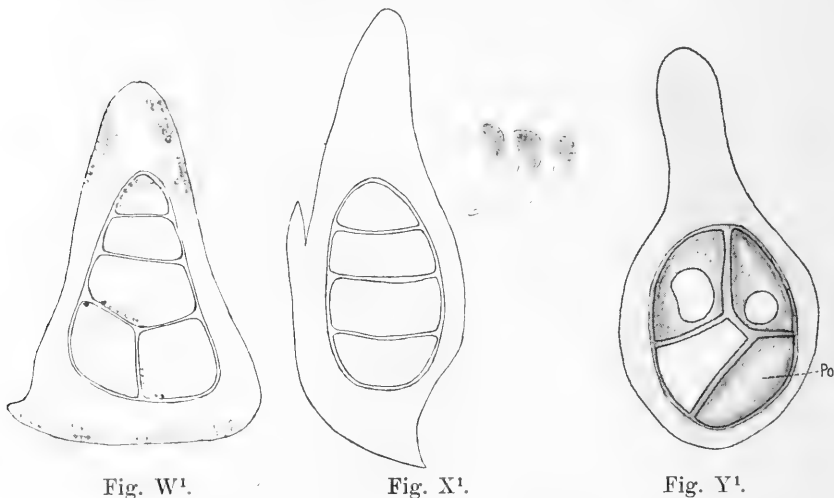
Fig. W<sup>1</sup>.Fig. X<sup>1</sup>.Fig. Y<sup>1</sup>.

Fig. W<sup>1</sup>. Ramusquerschnitt einer grauen Brustfeder von *Turdus*.

Fig. X<sup>1</sup>. Querschnitt durch eine graue Brustfeder von *Mergus merganser*. Ramus pigmentfrei.

Fig. Y<sup>1</sup>. Querschnitt durch den Ramus einer grauen Brustfeder von *Pithylus leucophaeus*.

Daß jedoch der Bau der Federn für die systematische Stellung der Vögel keine wichtige Bedeutung hat, kann man auch sehr gut erkennen, wenn man die Querschnitte der Schwungfedern vieler Vögel vergleicht. Wir finden hier mehr oder weniger bei allen Ordnungen den schmalen lamellenartigen Bau der Rami wieder. Je höher ausgebildet das Flugvermögen ist, um so mehr finden sich auch noch Differenzierungen in den einzelnen Rami (z. B. Ventralleiste).

## II. Allgemeines über die Färbung der Felsentaube.

Bekanntlich sind die Farben der Vogelfedern entweder objektive Absorptions-Pigmentfarben oder optische subjektive Strukturfarben.

Letzteren liegt kein entsprechend gefärbtes Pigment, sondern Strukturverhältnisse bestimmter Art zugrunde. Zu ihnen gehören u. a. die rötlich und grün schillernden Federn am Nacken, Hals und Vorderbrust der Felsentaube.

Sie beruhen auf bestimmter Struktur der Radii und sind nach BRÜCKE und BIEDERMANN als Farben dünner Plättchen zu betrachten. BIEDERMANN führt als Parallele die Hohlschuppen der *Apatura* an. Für die Untersuchung sind die weißen Halsfedern der Ringeltaube, die keine störende Pigmentierung aufweisen, am besten geeignet.

Schon HAECKER hat 1890 feine Linien auf den Radien festgestellt und hat vermutet, daß die rötliche oder grüne Schillerfarbe durch Beugung des Lichtes entsteht.

In der Tat erkennt man, daß der Schiller bei den genannten Halsfedern an diese Linien gebunden ist, die sich als parallel zu den Längswänden verlaufende Rillen darstellen, die oft auch miteinander in Verbindung stehen. Von einigen dieser Linien wird stark weißes Licht reflektiert, von anderen rotes, das bei Drehung des Objektträgers in grünes übergeht. Die Linien, die stark weißes Licht reflektieren, werfen auch bei der Drehung des Objektträgers nur solches zurück. Von der Breite dieser Rillen wird es offenbar abhängen, ob grünes und rotes oder weißes Licht reflektiert wird, und von der Richtung des reflektierten Lichtes ist der Umschlag von Grün zu Rot abhängig.

Diese Rillen könnte man vielleicht durch Schrumpfung oder Eintrocknung bei der Verhornung der Feder erklären, da die Schillerfarben erst einige Zeit nach völliger Entwicklung der Feder auftreten. Wie GEBHARDT berichtet, können z. B. durch Eintrocknung von Kolloiden prachtvolle Schillerfarben entstehen.

Dieser Rot- und Grünschiller findet sich nur an den Radien der Halsfedern, und zwar nur an denjenigen, die dachförmig modifiziert sind, während sämtliche übrigen bei *Columba livia* vorkommenden subjektiven und objektiven Farben an keine bestimmte Gestalt der Rami und Radii gebunden sind.

Das Hauptmerkmal der Felsentaube ist nun nach DARWIN nicht diese auch bei anderen Taubenarten vorkommende Schillerfarbe, sondern die schieferblaue oder „taubenblaue“ Gesamtfärbung, ferner die beiden quer über die Flügel laufenden schwarzbraunen Binden, der weiße oder blaue Bürzel, die breite schwarze Binde des Schwanzes und die teilweise weiße Außenfahne der äußersten Steuerfeder.

DARWIN sagt, daß sich diese Kombination der verschiedenen Merkmale bei keiner anderen Taube findet.

Das Taubenblau soll nun einer näheren Untersuchung unterworfen werden.

## II<sub>2</sub>. Die Strukturfarben.

### a) Das Taubenblau.

Nach HAECKER (1890) und HAECKER u. MEYER (1900) ist die blaue Farbe der Vogelfedern mit nur einer Ausnahme (*Cyanoteron*) als eine optische Farbe aufzufassen, und zwar als eine Farbe trüber Medien. Das trübe Medium wird nach HAECKER gebildet durch die Durchsetzung gewisser modifizierter Markzellen, der „Kästchenzellen“, mit Luftkanälchen.

Das reine Blau zeigt ein gruppenweises, sporadisches Auftreten in den einzelnen Vogelfamilien. Bei einigen, z. B. den Tauben, findet es sich nach HAECKER fast oder überhaupt gar nicht. Bei den Tauben soll der Grund für die große Seltenheit einer eigentlichen Blaufärbung in der Gestalt der Rami liegen, welche bei birnenförmigem Querschnitt an der Oberseite eine starke Rindenschicht aufweisen, so daß die Ausbildung und optische Wirkung jener Luftzellen verhindert würde. Diese Ansicht HAECKER's ist dahin zu modifizieren, daß allerdings ein leuchtendes Blau in birnenförmigen Rami nicht erzielt wird, daß aber doch bei verschiedenen Vögeln, auch wo die Federäste die erwähnte Beschaffenheit haben, die Kästchenzellen noch ausgebildet sein können, so daß eine gewisse Menge von blauen Strahlen reflektiert wird.

Auf diese Weise wird z. B. ein Blaugrau in den im Querschnitt birnenförmigen, dorsal mit einem Hornknopf versehenen Rami der Schwanzfedern von *Prion vittatus* und *Pithylus leucophaeus* erzielt (Fig. V<sup>1</sup>). Auch die Rami der Brustfedern von *Malaconotus olivatus* und *Phytotoma rutila* zeigen eine ähnliche Gestalt und bereits eine deutliche Differenzierung der Kästchenzellen, so daß sie ein Milchweiß, d. h. ein Weiß mit einem Zuschuß von blauen Strahlen, reflektieren. Endlich zeigen die grünen im Querschnitt birnenförmigen Rami von *Fringilla* gutentwickelte Blaustruktur.

Von Interesse ist nach HAECKER, daß in den wenigen Fällen, wo ein ausgesprochenes Blau bei Tauben zur Entwicklung gekommen ist, der Sitz der Blaufärbung nicht die Rami, sondern die Radii sind.

Bei näherer Betrachtung der Federn von *Goura victoriae* erkennt man übrigens, daß nur die Hakenradii, die die Bogenradii vollkommen überdecken, und zwar nur ihre distalen Teile, blaues Licht reflektieren. Der distale Teil weist eine deutliche Differenzierung der Kästchenzellen auf und enthält schwarzes Pigment, welches in der Mitte der Zellen jeweils in einer paketartigen Masse angehäuft ist, während die proximalen Teile der Hakenfasern nur locker verteiltes bräunliches Pigment aufweisen. Speziell die äußersten, durch Kerben getrennten Zellen erscheinen mit ihrem eingelagerten Pigmentstrang wie Perlen, die auf einem schwarzen Faden aufgereiht sind (Fig. Z<sup>1</sup>). Zu beiden Seiten ist das Pigment der Radien

Fig. Z<sup>1</sup>.

Distaler Teil einer Hakenfaser einer blaugrauen Flügeldeckfeder von *Goura victoriae*.

von Kästchen umgeben, die ein mattes Blau reflektieren, während die Rami bei *Goura* gar nicht an der Bildung des Blau beteiligt sind. Ähnlich wie bei *Goura coronata* ziehen dicht unter der Oberfläche der Rami 2 oder 3 Reihen von dunklen Pigmentkörnern entlang.

Während nun nach HAECKER bei Tauben hauptsächlich zwei Wege zur Erzielung der blauen Farbe benutzt werden, nämlich blaues Pigment (*Cyanoteron*) und die Kästchenstruktur der Radien (*Goura*), muß hier noch ein dritter Weg beschrieben werden, der bei den Tauben sehr große Verbreitung besitzt. Freilich kommt dabei nicht ein reines Blau zustande, sondern ähnlich wie bei *Goura* ein mit anderen Strahlen gemischtes Blau. Es ist die von den Züchtern als Taubenblau bezeichnete Farbe.

HAECKER spricht allerdings nur von einem Grau der Taubenfedern, nicht von einem Graublau und sagt, daß durch Zurücktreten der Pigmente aus dem vorderen Teile der Rindenschicht und gleichzeitiges stärkeres Hervortreten der metameren Pigmentanordnung in den Radii Grau entsteht. Im Folgenden soll an der Hand einiger



einfacher Versuche die Natur des Taubenblau genauer untersucht werden.

Betrachtet man die Oberseite einer hellblaugrauen Feder bei schwacher (25facher) Vergrößerung, so erkennt man, daß hauptsächlich die Radien bei auffallendem Licht schwach bläulich-weiß gefärbt sind. Am stärksten zeigen der distale Teil, die Ansatzstelle und die dorsale Leiste der Radien diese Farbe. Die Rami dagegen reflektieren hier nun ein silbriges Weiß. Auf der Unterseite geschieht die Reflexion des Bläulich-weiß von den Bogenfasern und den Rami.

Im durchgehenden Lichte erscheint an allen genannten Stellen, da wo das Licht ungehindert hindurchtreten kann, eine gelblich-rötliche Färbung, welche für unser Auge deutlicher als das Blau hervortritt.

Der Farbenumschlag von bläulich zu rötlich bei auffallendem und durchgehendem Licht weist darauf hin, daß auch hier die bläuliche Färbung eine physikalische oder Strukturfarbe ist.

### I. Versuch.

Setzt man an den Rand des Deckglases einen Tropfen Canadabalsam, so bietet sich uns folgendes Bild dar. Je mehr der Balsam die einzelnen Radien umhüllt, um so mehr verschwindet der gelbliche

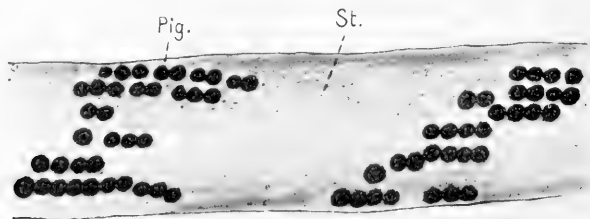


Fig. A<sup>2</sup>.

Teil einer Bogenfaser aus einer blaugrauen Bauchfeder von *Col. livia* in Canadabalsam. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 12. St Struktur.

Ton im durchgehenden Licht, eine starke Aufhellung der Radien erfolgt, so daß die Pigmentkörner, welche als schwarzbraune große Kugeln in charakteristischen, stufenartig untereinander gelagerten Reihen angeordnet sind, deutlich hervortreten. Betrachtet man nun die Stellen der Radii, die früher in Luft bläulich-weiß reflektierten bei stärksten Vergrößerungen, so erkennt man eine feine Struktur,

welche die Gestalt von Grübchen, Ansatzstellen von Röhrchen oder aufgelagerten Blättchen zu haben scheint (Fig. A<sup>2</sup>). Wir haben also festzustellen:

1. In den bläulich-weißen Radien ist ein dunkles Pigment vorhanden und

2. die bläuliche Farbe ist eine optische, also offenbar an eine gewisse Struktur gebunden.

Um den Beweis dafür zu erbringen, daß nun wirklich diese Struktur die bläuliche Färbung erzeugt, wird folgender Versuch gemacht.

## II. Versuch.

Von dem Ramus einer blaugrauen Feder werden vorsichtig etliche Radii abgetrennt und auf einem Objektträger aufgeklebt, der dünn mit Canadabalsam bestrichen ist. Dann werden mit einem scharfen Skalpell die Radien vorsichtig abgeschabt. Zur Kontrolle werden andere Radii ohne Flüssigkeit eingedeckt. Es zeigt sich dann, daß von den ersteren kein bläuliches Licht reflektiert wird, während dies bei den unverletzten Radii noch der Fall ist.

In Canadabalsam kann man die Natur dieser Struktur nicht näher verfolgen. Sie erscheint, wie gesagt, in Form von Grübchen oder Blättchen oder aber wie Ansatzstellen von Röhrchen, die in das Innere der Radien gehen (Fig. A<sup>2</sup>). Da ich im Anschluß an die HAECKER'schen Arbeiten diese letzte Deutung für wahrscheinlich hielt, so habe ich mich erst lange Zeit vergeblich bemüht, die vermeintliche Röhrchenstruktur mit irgendeiner Flüssigkeit oder Farbe zu injizieren. Über die wirkliche Natur der Struktur gibt am besten folgender Versuch Aufschluß.

## III. Versuch.

Zu einem Stück der blaugrauen Feder wird auf dem Objektträger unter einem Deckglas Schwefelkohlenstoff gebracht. Das Deckglas wird leicht auf und ab bewegt, so daß der Schwefelkohlenstoff verdunstet. Hebt man dann das Deckglas ab, so gewahrt man, daß an diesem wie an dem Objektträger ein feiner Staub haften bleibt. Unter dem Mikroskop erscheint er im durchgehenden Licht rötlich-gelb, im auffallenden Licht reflektiert er bläulich-weiß. Dieser Staub stellt auf dem Deckglas ein Abbild der Hakenfasern, auf dem Objektträger ein Abbild der unteren Ramiteile und der Bogenfasern dar. Auf dem Deckglas ist an jenen Stellen, wo die Radii in die

Rami einmünden, und in dem distalen Teil der Hakenfasern diese Struktur in größerer Masse abgelagert. Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß sie aus einer großen Anzahl sehr kleiner, dünner durchsichtiger Blättchen besteht. Die Gestalt der Blättchen ist verschieden, meist sind sie dünne stäbchenförmige Gebilde.

Man könnte das Bedenken erheben, daß dieses Ergebnis für die lufttrockenen Federn alter Volgelbälge Geltung haben möge, daß sich aber bei frischen Federn eine solche Struktur nicht abheben läßt oder daß sie überhaupt nur auf Federn alter Bälge durch Staubansammlung oder Ähnliches entstehe. Es wurden nun, um diesem Einwurf von vornherein zu begegnen, frische, eben erst ausgebildete Federn einer lebenden Taube entnommen und demselben Verfahren unterworfen. Es stellte sich heraus, daß diese Staubstruktur in derselben Weise ausgebildet und nicht auf künstliche Weise oder zufällig auf die Federn gekommen ist. Diese Staubstruktur ist zweifellos der die bläuliche Färbung bedingende Faktor.

Fig. B<sup>2</sup>.

Hakenfaser einer blaugrauen Taubenfeder in Luft. Struktur in verschieden dicken Lagen.

Schon bei der Betrachtung der Radii in Luft sieht man, daß diese Staubstruktur nicht überall in gleicher Stärke und gleicher Ausbildung vorhanden ist, daß es dichtere und dünnere Lagen gibt (Fig. B<sup>2</sup>). Bei zunehmender Dichte reflektiert sie nicht mehr bläulich-weiß, sondern milchweiß. Noch deutlicher wird diese Erscheinung durch folgenden Versuch.

#### IV. Versuch.

Erzeugt man in ähnlicher Weise wie im dritten Versuch auf einem Objekträger eine dickere Lage der Staubstruktur, so erkennt man, daß der Farbton bei Dunkelfeldbeleuchtung von bläulich nach milchweiß übergeht, und zwar um so mehr, je dicker die Lage des feinen Staubes übereinander wird. Die Dichte der Lagerung spielt also eine wichtige Rolle bei der Erzeugung der reflektierten Farbe.

Wie wir schon gesehen haben, findet sich in den blaugrauen Radien schwärzliches Pigment. Um zu erfahren, welche Bedeutung diesem zukommt, wurde folgender Versuch angestellt.

## V. Versuch.

Die Struktur wurde wiederum von einer blaugrauen Feder abgehoben und auf eine weiße, schwarze und braune Unterlage übertragen, um so die Wirkung der Kombination dieser bläulichen Strukturfarbe mit anderen Farben zu ermitteln. Nach den Übertragungen auf eine weiße Unterlage überstrahlt die Intensität der weißen optischen Farbe völlig die nur schwache bläuliche. Bei dem Übertragen auf eine schwarze ist dagegen der bläuliche Farbton deutlich zu erkennen, doch tritt die schwache Strukturfarbe gegenüber der dunklen Absorptionsfarbe stark zurück. Es entsteht ein dunkles Blaugrau. Bei dem Übertragen der Struktur auf eine Unterlage, die mehr oder weniger bräunlich ist, findet eine Mischung der Strahlen der Absorptionsfarbe mit dem Bläulichen statt, so daß eine braungraue Mischfarbe entsteht.

Es ergibt sich mithin, daß weder eine völlig schwarze noch eine völlig weiße Unterlage imstande ist, den bläulichen Ton am stärksten zur Geltung zu bringen, da in dem einen Falle der bläuliche Schein in dem Weiß, in dem anderen Falle in der Pigmentfarbe vollkommen verschwindet. Am besten kommt der bläuliche Schimmer zur Wirkung, wenn von seiten der übrigen Federstrukturen eine graue Mischfarbe erzeugt wird (Reflexion des weißen Lichtes an der Hornsubstanz + schwarze Farbe der Pigmentkörner). Bei zunehmender Menge des Pigments überwiegt die schwarze Beimischung, bei abnehmender die optische Farbe, das Weiß. Also werden durch stärkere oder geringere Pigmentierung in Verbindung mit der Staubstruktur die verschiedenen Abstufungen des Blaugrau erzielt.

Ich habe auch ähnlich wie HAECKER u. MEYER mit anderen Flüssigkeiten operiert. In Flüssigkeiten wie Canadabalsam und Xylol, deren Brechungsexponenten nicht weit von demjenigen der Hornsubstanz liegen, wird die ganze Feder stark aufgehehlt, die Struktur ist nur noch an einigen Stellen sichtbar (Fig. A<sup>2</sup>). Die bläuliche Färbung ist nur noch ganz schwach vorhanden.

Bei Anwendung von Flüssigkeiten, deren Brechungsexponenten kleiner oder größer sind als der der Hornsubstanz, liegen die Verhältnisse anders. In Alkohol, der einen geringeren Brechungsexponenten besitzt, nimmt die Intensität des reflektierten Lichtes wieder zu, wenn auch die Radii noch vollkommen durchsichtig sind. In Medien, die einen höheren Brechungsexponenten haben, wie z. B. Benzol, ist deutlich eine bläuliche Reflexion an den mit Staubstruk-

tur belegten Stellen der Radian wahrzunehmen, und im durchgehenden Licht erscheinen diese Teile schwach rötlich-gelb. Noch erheblich deutlicher wird die bläuliche Färbung und die ihr zugrunde liegende Struktur, wenn wir Schwefelkohlenstoff anwenden.

Wenn diese Farbenerscheinungen natürlich auch nur sehr geringe sind, so geht doch wohl mit Sicherheit folgendes hervor: in einem Medium, dessen Brechungssexponent mit dem der Struktur übereinstimmt, verschwindet der bläuliche Ton, in einem Medium, dessen Brechungssexponent höher oder niedriger liegt, tritt er wieder auf.

Für eine exakte Erklärung der bläulich-weißen Färbung wären spektrophotometrische oder andere optische Messungen unbedingt erforderlich; bei der geringen Stärke des bläulichen Lichtes erscheint aber schon von vornherein ein Ergebnis ausgeschlossen zu sein, vor allem auch deshalb, weil an und für sich Messungen im blauen Teil des Spektrums ungenau sind. Ich muß mich daher auf den Versuch beschränken, aus den beschriebenen morphologischen Einzelheiten und aus den kleinen Versuchen eine physikalische Erklärung abzuleiten.

Eine solche Erklärung muß folgende Faktoren berücksichtigen:

1. Auf den Radian ist eine Oberflächenstruktur vorhanden, deren Brechungssexponent von dem des sie umgebenden Mediums, d. h. der Luft, verschieden ist.

2. Die Staubstruktur besteht aus sehr kleinen und besonders dünnen Blättchen.

3. Diese Blättchen finden sich nicht in besonderer Stellung, sondern sind unregelmäßig und in allen Lagen vorhanden, d. h. die Reflexion des bläulichen Lichtes an der Struktur ist unabhängig von dem Einfallswinkel der sie treffenden Strahlen.

4. Die Struktur reflektiert in dünner Lagerung bläulich-weiß, in dichter milchweiß.

Auf eine Erklärung der Erscheinungen wurde ich nun durch folgenden Versuch BRÜCKE's geführt. Tröpfelt man in Weingeist gelöstes Mastix in bewegtes Wasser, so wird das Harz in kleinen festen Teilchen ausgeschieden, und man erhält eine trübe Flüssigkeit, die im auffallenden Licht deutlich blau ist. Sieht man durch eine dünne Schicht dieser Flüssigkeit hindurch, so erscheint sie rötlich-gelb. Je stärker nun die Ausscheidung dieser feinen Teilchen erfolgt, um so mehr nähert sich der Farbton des reflektierten Lichtes einem Milchweiß.

Mit einem ähnlichen trüben Medium, d. h. einer Kombination zweier Medien mit verschiedenen Brechungsexponenten, haben wir es offenbar auch hier zu tun. Es handelt sich um die Kombination der Luft und der Hornblättchen, deren Dicke gleich und zum Teil etwas geringer als die mittlere Wellenlänge des weißen Lichtes sein muß. An diesen kleinen Teilchen findet nach Lord RAYLEIGH eine diffuse Reflexion des Lichtes statt und zwar so, daß die bläulichen Strahlen in geringem Maße gegenüber den weißen bevorzugt werden. Wir erhalten also ein bläulich-weißes Licht bei der Aufsicht. Im durchgehenden werden die rötlich-gelben Strahlen bevorzugt.

Bei der Annahme eines trüben Mediums wäre die Stellung der Blättchen gleichgültig, und die Unabhängigkeit der erzeugten Farbe vom Einfallswinkel des Lichtes wäre erklärt. Werden die Staubteilchen in dichten Massen abgelagert, so verschwinden die wenigen blauen Strahlen in der Masse der reflektierten weißen, so daß eine milchweiße Farbe entsteht. Wenn die trübenden Teilchen größer werden, so tritt nur noch eine Diffraktion des weißen Lichtes ein: die Radii sind dann ganz weiß.

Die Zurückwerfung des bläulichen Lichtes kann an der Struktur erfolgen, wie es ein trübes Medium fordert, ohne daß eine Pigmentunterlage vorhanden ist. Das dunkle Pigment dient, wie oben erwähnt, nur zur Herstellung eines neutralen Grau, also zur Verdunkelung des Weiß, in dessen Strahlen sonst die bläulich-weißen der Struktur vollkommen verschwinden würden.

Es lag nahe, an den Stellen der Feder, wo die Staubstruktur in die gewöhnliche übergeht, die Entstehung dieser Staubstruktur kurz zu verfolgen.

Betrachtet man blaugraue Federn, die sich eben erst aus der Federscheide herauschieben, so sieht man, daß schon in diesem Stadium die blaugraue Färbung auf Grund der charakteristischen Oberflächenstruktur zustande kommt. Präpariert man die Scheide ab, so erkennt man, daß diese an ihrer Außenfläche ganz fest ist, aber in ihren inneren Schichten immer mehr in Zerfall übergeht. Erst stößt man auf größere dünne Hornschollen, die mehr oder weniger zusammenhängen, die aber im auffallenden Licht noch keine Reflexion von bläulich-weißen Strahlen erkennen lassen, während weiter nach innen, dicht über den ausgebildeten Federteilen, eine staubförmige Struktur vorhanden ist, die im auffallenden Licht bläulich-weiß, im durchgehenden rötlich-gelb erscheint.

Die Staubschicht an der Innenfläche der Federscheide besteht aber nicht nur aus den zerfallenden Innenschichten der Federscheide selbst, sondern auch aus den bei der Differenzierung der Federteile überflüssig gewordenen Zellen, d. h. den Cylinderzellen und den zwischen der Federscheide und den Rami und Radii gelegenen Zellen. Demgemäß ist es nicht zu verwundern, wenn man bei Ablösung der Federscheide an ihrer Innenfläche den genauen Abdruck der Rami und Radii findet.

Diese Erscheinung des Zerfalls und der Entstehung der Staubstruktur, die sich hier bei den Konturfedern findet, ist von STIEDA bei den Puderdünen beobachtet worden. Sie haben diesen Namen erhalten, weil durch den Zerfall der die Fäden des Federbüschels ursprünglich umgebenden Gewebenhüllen eine feine Staubstruktur gebildet wird.

Die bläuliche Färbung ist bei *Columba livia* nicht nur auf die Radien beschränkt, sondern findet sich auch auf den Rami. Betrachtet man den schwarzen Teil der Steuerfedern unter einem Winkel von ca. 45°, so also, daß die Seitenwände der lamellenförmigen Rami übereinander liegen, so sieht man auch auf den Rami eine bläulich-graue Färbung. Die Entstehung des Bläulich-weiß ist hier auf ähnliche Strukturverhältnisse wie bei den Radien zurückzuführen.

Wenn man nämlich einen einzelnen Ramus mit einer Seitenwand auf einen Objektträger legt und an beiden Enden mit einem Paraffintropfen befestigt, so erkennt man im auffallenden Licht auf der Seitenwand ebenfalls eine körnige Struktur, die je nach Stärke bläulich oder weißlich reflektiert. Im durchgehenden Licht erscheint auch diese rötlich-gelb, und zwar ist in beiden der Unterschied zwischen der Intensität des von den Markzellenwänden und des von den Zellumina reflektierten Lichtes nur gering.

Schabt man die Struktur ab, so erkennt man an solchen Stellen wo die körnige Struktur entfernt ist, die Markzellen aber nicht verletzt sind, daß die dünnen Wände weißliches Licht reflektieren, während das Lumen der Zelle dunkel erscheint (Fig. 1<sup>2</sup>a). Es geht also daraus hervor, daß es die Oberflächenstruktur ist, welche diese Unterschiede ausgleicht, so daß die ganzen Seitenwandungen mehr eine gleichmäßig bläuliche oder milchweiße Färbung aufweisen. Die Unterschiede zwischen milchweißem und bläulich-weißem Licht werden durch die Pigmentierung hervorgerufen, welche in den Seitenwandungen nur in dem spitzen Teile der Rami und haupt-

sächlich in den dorsalen und ventralen Verdickungen der letzteren vorhanden ist. Während an den unpigmentierten Stellen die bläulichen Strahlen von den weißlichen überstrahlt werden, wird durch das Pigment ein dunkles Blaugrau erzielt.

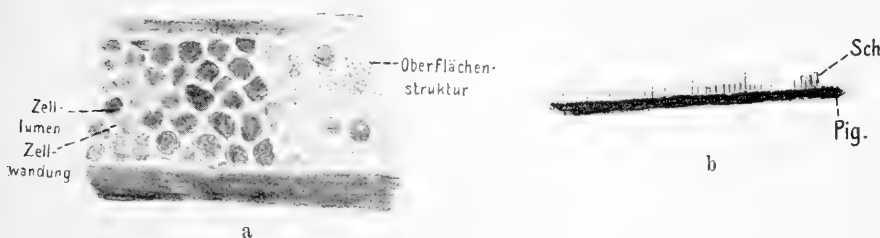


Fig. C².

a Seitenwand eines bläulich-grauen Steuerfederramus nach teilweisem Entfernen der Struktur. Aufsicht. b Teil eines Schnittes. Sch Schuppen oder Stacheln aus der Hornrinde entspringend.

Durch die Einbettung in Paraffin wird die Struktur teilweise abgehoben, so daß man auf Querschnitten meist nur kleine feine Schuppen sieht, die aus der Rindenschicht entspringen (Fig. C²b),

Die Staubstruktur bei verschiedenfarbigen Taubenfedern.

Nicht nur die blaugrauen Federn sind zu „Puderfedern“ umgewandelt, sondern auch alle andersfarbigen Federn von *Columba livia* und *palumbus*. Lediglich in der Stärke und in der Ausbildung der Staubstruktur unterscheiden sie sich.

In den Rami sind die Seitenwände und die Gesimse bevorzugt. Auf der ventralen Verdickung ist die Oberflächenstruktur mehr als auf der dorsalen ausgebildet. Bei den im Querschnitt birnenförmigen Rami sind nur die Übergänge zu den Radii mit starker Staubstruktur versehen. Sehr starke Ausbildung hat die Struktur auch auf den Rami der weißen Federn erlangt. Infolge dieses Belages wird von den Seiten der Rami ein milchiges Weiß reflektiert. Was die Radii anbelangt, so zeigen die blaugrauen Kopf-, Seiten- und Schwanzdeckfedern eine gleichstarke Ausbildung der Struktur besonders auf den Bogenfasern. Da aber die Struktur hier stärker ausgebildet ist als auf der Oberseite der Hakenfasern, während die Pigmentverteilung das umgekehrte Verhältnis zeigt, so erscheint die untere Seite heller bläulich als die Oberseite.



Diese Verhältnisse treten auch bei den schillernden Halsfedern auf, auf deren Unterseite deutlich eine bläuliche Färbung zu erkennen ist. Hält man die schillernde Oberseite so, daß der Schiller nicht zum Vorschein kommt, so gewahrt man auch hier eine bläuliche Färbung, die aber infolge des dunklen Pigments nur undeutlich ist.

Auch in der schwarzen Binde der Schwanzfedern ist die Oberflächenstruktur schwach ausgebildet, aber infolge der gleichmäßigen Pigmentierung verschwindet der bläuliche Ton.

Deutlicher als bei der schwarzen Schwanzbinde ist die Struktur auf den dunklen Flügelquerbinden der Felsentaube ausgebildet, und zwar am meisten in dem distalen Teil und der Ventrallamelle der Hakenfasern, wie auch in den Lamellen der Bogenfasern. Die ganzen Querbinden zeigen einen bläulichen Hauch.

Eine schwach angedeutete Struktur und demgemäß eine schwache bläuliche Färbung gewahrt man auch auf den Schwungfedern und ferner auf den braunen Rücken- und Flügeldeckfedern von *Columba palumbus*.

Wie wir sahen, ist die Oberflächenstruktur auf jeder Feder der Felsen- und der Ringeltaube ausgebildet, gleichgültig ob sie schwarz, bräunlich oder rötlich ist; nur die Stärke der Ausbildung der Struktur ist verschieden. Dieselben Verhältnisse finden wir auch bei den nicht grauen Mutanten der *Columba livia*.

Schon durch den oben beschriebenen Versuch mit Schwefelkohlenstoff kann man sich von der Anwesenheit der Struktur überzeugen. Bei silberfahlen, lerchenfarbigen, gelben, roten, braunen und schwarzen Tauben verschiedener Rassen ist die Struktur auf jeder Feder vorhanden. Bei silberfahlen Tieren, in deren Federn bräunliche Pigmente in sehr lockerer Verteilung vorhanden sind, ist die Struktur stark ausgebildet, während sich in den Schwanzfedern einer roten Trommeltaube nur Spuren nachweisen lassen.

#### b) Die Oberflächenstruktur bei Wasservögeln.

Die nämliche Staubstruktur wie bei den Tauben habe ich bei verschiedenen Wasservögeln gefunden; speziell bei Kranichen und Reiherern erfährt die Struktur der Rami eine starke Ausbildung.

Besonders in den bläulichen Brustfedern von *Agamia agami* ist sie in mächtiger Ausbildung vorhanden, und zwar sitzt dem verbreiterten Ramus außen eine mächtige, teilweise in Zerfall be-

griffene Hornschicht auf, in welcher man regelmäßige Stäbchen einer anderen Substanz von wechselnder Dicke und Länge wahrnehmen kann (Fig. D<sup>2</sup>). Diese Stäbchen können von der mächtigen schwarzen Pigmentunterlage an verfolgt werden, sie entspringen direkt aus der Rindenschicht und ragen zum Teil über die übrige im Zerfall begriffene Hornschicht hinaus. Diese Außenschicht, die also eine Zellenstruktur nicht erkennen läßt, reflektiert im auffallenden Lichte ein weißliches Blau, während sie im durchgehenden Lichte goldgelb erscheint.

Wie bei der blauen Farbe von *Malurus* (HAECKER), so verschwindet auch hier die Farbenerscheinung in Canadabalsam und tritt in Medien mit niederen oder höheren Brechungsexponenten wieder auf. Die Aufhellung der Stäbchen geht schneller vor sich

als die der in Zerfall begriffenen Hornmasse, jedoch kann man auch noch im Canadabalsam die Stäbchen selbst deutlich wahrnehmen, im Unterschied zu der „Röhrchenstruktur“ der rein blauen Federn. Offenbar wird auch hier durch die Stäbchen und die dazwischenliegende Staubstruktur ein trübes Medium gebildet, welches die blaue Farbe erzeugt. Wenigstens läßt sich die Farbenerscheinung ohne weiteres verstehen, auch wenn die Stäbchen wirklich als solche und nicht als Röhrchen existieren.



Fig. D<sup>2</sup>. Stäbchenstruktur einer blauweißen Halsfeder von *Agamia agami*.  
Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 12.

### c) Die „Röhrchenstruktur“.

Es handelt sich nun weiter um die Frage, ob und wie weit bei dem Zustandekommen des Taubenblaus auch die von HAECKER bei blauen Federn beschriebenen Kästchenzellen beteiligt sind. Dies sind modifizierte Markzellen, deren lufthaltige, von Poren durchsetzte Wandungen das die blaue Farbe erzeugende trübe Medium darstellen.

Bei den blaugrauen Taubenfedern sind in der Tat die Wandungen der Markzellen der Rami von einigen groben, locker verteilten „Röhrchen“ durchsetzt, die aber sicherlich in diesem Falle bei der Erzeugung des Blaugrau keine Rolle spielen (Fig. E<sup>2</sup>). Dagegen läßt sich unschwer zeigen, daß bei zahlreichen anderen Vögeln, bei

denen eine blaugraue Färbung vorliegt, diese auf der geschilderten Kästchen- oder Röhrenstruktur beruht.

Speziell bei einer blaugrauen Feder z. B. von *Anas discors* kann man bei Behandlung mit Benzin folgende Vorgänge beobachten: Anfänglich sind die Zellen vollkommen mit Luft gefüllt und undurchsichtig. Dann tritt nach einiger Zeit in der Mitte eine feine Körnelung auf (Fig. F<sup>2</sup>b), während am Rande der Zellen ein Bild entsteht, welches am besten mit einem Besatz von Stacheln verglichen werden kann (Fig. F<sup>2</sup>a). Zweifellos handelt es sich im

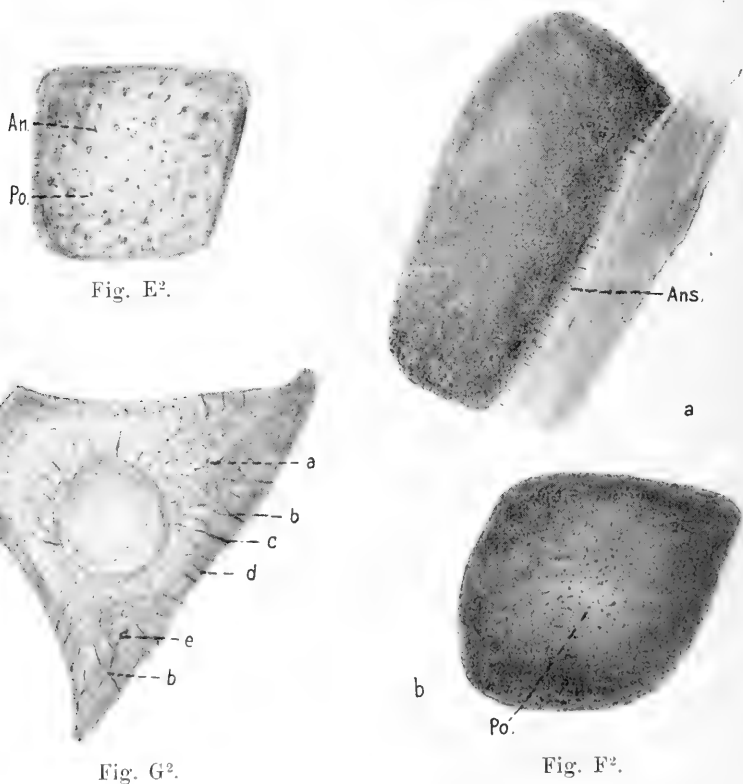


Fig. E<sup>2</sup>. Markzelle aus dem Ramus einer blaugrauen Feder von *Col. livia*.

Fig. F<sup>2</sup>. a Markzelle aus dem Ramus einer blaugrauen Spiegelfeder von *Anas discors* beim Beginn des Eindringens von Benzin. Auf den Rand der Zelle eingestellt. b Auf die Mitte der Zelle eingestellt. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 12.

Fig. G<sup>2</sup>. Markzelle aus dem Ramus einer blaugrauen Feder von *Anas discors* während des Eindringens von Benzin. Spätes Stadium. a Gewirr von Röhren. b Anastomosen. c Röhren mit großem Querschnitt. d Röhren mit kleinem Querschnitt. e Verdickung eines Röhrens.

ersteren Falle um die Aufsicht, im letzteren um die Seitenansicht der von HAECKER beschriebenen Wandporen oder „Röhrchen“.

Diese „Röhrchen“ treten in Seitenansicht, soweit schon aus ihnen die Luft verdrängt ist, als helle Streifen in der zunächst noch dunklen Wand hervor. Je mehr die Luft verdrängt wird, um so stärker wird die Aufhellung der ganzen Zelle. Man kann die „Röhrchen“ ein ganzes Stück in die Zellwand hinein verfolgen, im Gegensatz zu den rein blauen Federn, die meistens nur die Mündungsstücke der „Röhrchen“ erkennen lassen. Ferner sieht man, daß die Durchmesser der „Röhrchen“ nicht gleich sind, sondern daß einige sich durch besondere Breite auszeichnen (Fig. G<sup>2</sup>).

Wenn das Benzin weiter eindringt, so sammelt sich die Luft im Innern des Zellumens in Form eines Bläschens an. In diesem Stadium sieht man nicht nur die Ansatzstellen der „Röhrchen“ in der Außenschicht, sondern auch in der innersten, der Luftblase benachbarten Schicht der Zellwandungen, während in den dazwischen gelegenen Schichten ein undeutliches anscheinend aus verschlungenen und gewundenen Röhrchen bestehendes Hohlraumsystem hervortritt (Fig. G<sup>2</sup>). Offenbar gehen die mit breiten und geraden äußeren Enden beginnenden „Röhrchen“ allmählich in diese gewundenen und verschlungenen über. Diese Verhältnisse hat später, unabhängig von mir, G. KNIESCHE an rein blauen Federn feststellen können.

Zuweilen kann man feststellen, daß diese „Röhrchen“ miteinander in Verbindung stehen und Anastomosen bilden. In Fig. G<sup>2</sup> sind solche zu erkennen, und ferner sieht man hier die anormale Ausbildung des Seitenastes eines Röhrchens; das Röhrchen ist zu einem Bläschen erweitert.

Demnach wird auch die Reflexion des blauen Lichtes verschieden stark sein, und man wird im ganzen sagen können, daß bei gleicher Dicke der Kästchenwandung und bei gleicher Pigmentierung der blaue Ton um so stärker hervortritt,

- a) je größer die Zahl der „Röhrchen“ ist,
- b) je kleiner ihr Durchmesser ist und
- c) je stärker sie gewunden sind.

Diese Verhältnisse, die man schon an den Federn von *Anas discors* oder *Anas maculirostris* an benachbarten Markzellen konstatieren kann, treten noch deutlicher hervor, wenn man die Federn verschiedener Vögel mit verschiedenen Abstufungen von dunkel oder hell blaugrau und milchweiß (bläulich + weiß) betrachtet. Ich habe u. a. die blaugrauen Federn untersucht von: *Anas discors*, *maculi-*

*rostris*, *clypeata*, *querquedula*; *Ceryle alcyon*, *maxima*, *Culicivora dumicola* ♀ und ♂: *Orthygometra nigra*, *pygmaea*; *Pteruthius* (*Cutia*) *nipalensis*; *Orlyx picta*; *Callipepla callifornica* u. a.

Da nach völliger Verdrängung der Luft die Röhrenstruktur infolge der starken Aufhellung der Hornsubstanz fast nicht mehr zu sehen ist, so war es erwünscht, sie durch ein schnell erstarrendes Medium zu fixieren. Während KNIESCHE Spirituslack dazu verwandte, gebrauchte ich Glycerin-Gelatine, die durch Erwärmung flüssig gemacht und unter dem Deckglas der Feder zugesetzt wurde. Nach dem Erkalten blieben die verschiedenen Stadien des Eindringens der Flüssigkeit in die Röhren erhalten.

Einen endgültigen Beweis dafür, daß wir es hier wirklich mit „Röhren“ zu tun haben, möchte ich allerdings weder in diesen noch in den von KNIESCHE angestellten Versuchen erblicken. Es bleibt vielmehr die Möglichkeit bestehen, daß diese Struktur nicht aus Röhren besteht, sondern aus faden- oder schlierenartigen Differenzierungen, welche aus einer Substanz bestehen, deren Brechungsexponent etwas von dem der übrigen Hornsubstanz verschieden ist und welche etwas rascher als diese von Flüssigkeiten inhibiert wird.

Schon GADOW hat darauf hingewiesen, daß Flüssigkeiten sehr leicht durch feste Hornsubstanz hindurchdiffundieren. Davon kann man sich überzeugen, wenn man einige Tage eine Feder mit ihrem Schaft in eine Flüssigkeit stellt. Die Flüssigkeit durchtränkt die feste Hornsubstanz vollkommen und steigt in ihr empor.

Nehmen wir nun an, daß sich in der Hornsubstanz fadenartige Differenzierungen befinden, welche einen abweichenden Brechungsexponenten besitzen und schneller inhibiert werden als die übrige Hornsubstanz, so wird bei allmählicher Durchtränkung eine ähnliche Struktur zum Vorschein kommen, wie wenn wirkliche Poren oder Röhren vorhanden wären. Im übrigen glaube ich, daß sich diese Frage nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege endgültig lösen läßt.

Daß im übrigen die feste Hornsubstanz des Schaftes kein homogenes Gefüge besitzt, selbst schon ein trübes Medium darstellt und bläuliche Strahlen reflektiert, kann man daraus erkennen, daß bei 30  $\mu$  starken Schnitten durch den Schaft nach Einbettung in zähen, gelblichen Canadabalsam eine deutliche Grünfärbung der äußeren Hornsubstanz auftritt, die nur dadurch zustande kommen kann, daß eben bläuliche Strahlen mit der gelblichen Farbe des Canadabalsams

kombiniert werden. Je mehr der Canadabalsam eindringt, um so mehr geht auch die grünliche Färbung zurück.

## II<sub>3</sub>. Über die Pigmentfarben der Felsentaube.

Wir haben gesehen, daß der bläuliche Ton der Taubenfedern eine Strukturfarbe ist, und haben uns nun dem Anteil der Pigmente bei der Erzeugung der Farben zuzuwenden.

Aus den Untersuchungen älterer Forscher, wie BOGDANOW, KRUKENBERG u. A., geht hervor, daß die Vogelfedern sowohl Melanine als Lipochrome aufweisen.

HOPPE-SEYLER kennzeichnet die erste Gruppe als nicht krystallinisch, körnig, unlöslich in indifferenten Flüssigkeiten und in verdünnten Säuren, mehr oder weniger löslich in Alkalien und sehr widerstandsfähig gegen kräftige chemische Reagentien.

GORTNER wies zwei verschiedene Melanintypen nach: Melanoprotein, das in Alkalien leicht löslich ist und keine Asche gibt, wie z. B. das Pigment schwarzer Schafwolle, und das echte Melanin schwarzer Federn und schwarzer Pferdehaare, das in Alkalien sehr wenig löslich ist, erst durch langes Kochen in Lösung geht und Asche, meist Eisenoxyde enthält.

Während die Lipochrome sich mehr in diffuser Verteilung vorfinden, zeichnen sich die Melanine durch scharf ausgeprägte Körnergestalt aus. Nach POST ist die Gestalt und Größe der Pigmentteilchen spezifisch verschieden. Nach ihm sind die Pigmentkörner in der Oberhaut der Katze lang und ziemlich dick, beim Kaninchen kurz und dick, beim Meerschweinchen wetzsteinförmig und in den Taubenfedern klein und stäbchenförmig.

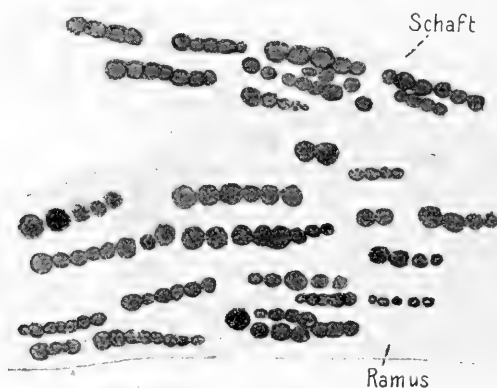
Eine spezifische Größe und Gestalt der Pigmentkörner weist auch STRONG in den Schwungfedern verschiedener Vögel nach. Nach ihm sind z. B. die Pigmentstäbchen bei *Sterna caspia* und der „homer“-Tauben unveränderlich  $2\ \mu$  lang und ca.  $\frac{1}{3}\ \mu$  breit, bei der rotbraunen „common dove“ dagegen nur  $1\ \mu$ .

HAECKER (1890) hatte schon Pigmentkörner verschiedener Größe und Gestalt gefunden, z. B. bei einer *Malurus*-Art solche, die  $2\text{--}2,5\ \mu$  lang und  $0,8\text{--}0,5\ \mu$  breit waren. In den Rami und Radii der rötlich-braunen Brustfedern der Ringeltaube sind dieselben kugelförmig und von verschiedener Gestalt.

## a) Über Größe, Gestalt und Farbe der Pigmentkörner.

Im Folgenden soll die Größe, Gestalt und Farbe der Pigmentkörner in den verschiedenen Federn von *Columba livia* und *palumbus* näher untersucht werden.

Speziell in sämtlichen blaugrauen Federn ist das Pigment in großen runden Körnern von meist  $1,2 \mu$  Durchmesser abgelagert. Diese Körner von schwärzlicher oder dunkelbräunlicher Färbung finden sich nur im distalen Teil der Feder, und zwar sowohl im Schaft wie auch in den Rami und Radii (Fig. H<sup>2</sup>).

Fig. H<sup>2</sup>.

Einmündung eines Ramus in den Schaft im distalen Teil einer blaugrauen Taubenfeder.

Weiter proximal findet eine Abnahme der großen Körner zuerst besonders im Schaft statt, so daß die kleineren von nicht mehr als  $1 \mu$  Durchmesser überwiegen und die großen Formen nur noch an der Einmündungsstelle der Rami, und zwar an der Außenseite, auftreten (Fig. J<sup>2</sup>). Nebeneinander gelagerte Körner zeigen jetzt häufiger Größen- und Gestaltunterschiede, insbesondere kommen neben kugligen Körnern zuweilen auch solche von ovaler und auch schon stäbchenförmiger Gestalt vor, die hintereinander oder in mehreren Reihen parallel zur Achse der Rami zu Gruppen vereinigt sind.

Entgegen den Angaben von Post und Strong ist weder Länge noch Breite der Stäbchen konstant. Es finden sich Stäbchen, die z. B.  $2,4 : 0,2$ , ferner  $2,4 : 0,5$  oder  $0,6 : 0,4$  oder  $0,6 : 0,2 \mu$  groß sind. Die Enden der Stäbchen sind abgerundet, zuweilen auch zu-

gespitzt. Neben diesen Stäbchen finden sich die verschiedensten Übergänge zu runden Formen.

In noch weiter proximal einmündenden Rami (Fig. K<sup>2</sup>) tritt an der Einmündungsstelle im Schaft die Verschiedenheit der Gestalt der Körner noch stärker hervor. Zugleich nimmt die Größe derselben ab. An der Außenseite der einmündenden Rami sind nur noch wenige größere (ca.  $1\ \mu$ ) runde Körner vorhanden, im allgemeinen sind die Körner noch kleiner als bisher und zeigen

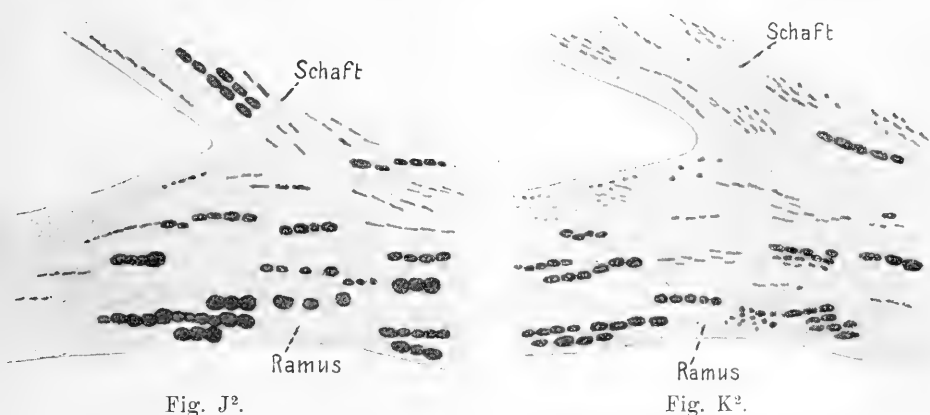


Fig. J<sup>2</sup> u. K<sup>2</sup>. Dasselbe wie Fig. H<sup>2</sup>; Fig. J<sup>2</sup> weiter, Fig. K<sup>2</sup> noch weiter proximal.

auch in höherem Maße Unterschiede nach Gestalt, Größe und Anordnung. Neben kleinen runden Körnern von nicht mehr als  $0,3\ \mu$  Durchmesser und größeren runden oder elliptischen von ca.  $0,8\ \mu$  Durchmesser finden sich dickere und dünnere Stäbchen sowie spindelförmige und wetzsteinförmige in allen Gruppierungen und Übergängen.

Noch weiter proximal nimmt die Zahl der Pigmentkörner allgemein ab, und die großen Formen sind vollkommen verschwunden (Fig. L<sup>2</sup>). In den Rami enden die Pigmentgruppen schon vor den Ansatzstellen am Schaft, in welchem jetzt fast nur noch kleine dünne Stäbchen ( $1:0,2\ \mu$ ) zu finden sind.

Gleichzeitig mit der Größenabnahme der Pigmentkörner ändert sich auch die Farbe. Während die Körner im distalen Federteil schwärzlich sind, werden sie nach dem proximalen Teil zu dunkelbräunlich, bräunlich und schmutzig gelblich. Das Braun gleicht dem Dianilorange N<sub>3</sub> und D, während das Gelb dem Primulin O<sub>3</sub>



der Farbenskala <sup>1)</sup> entspricht. Die Farben gehen kontinuierlich ineinander über.

Der Übergang der großen runden Körner in ovale, elliptische und stäbchenförmige von bräunlich-gelber Farbe und die allmähliche

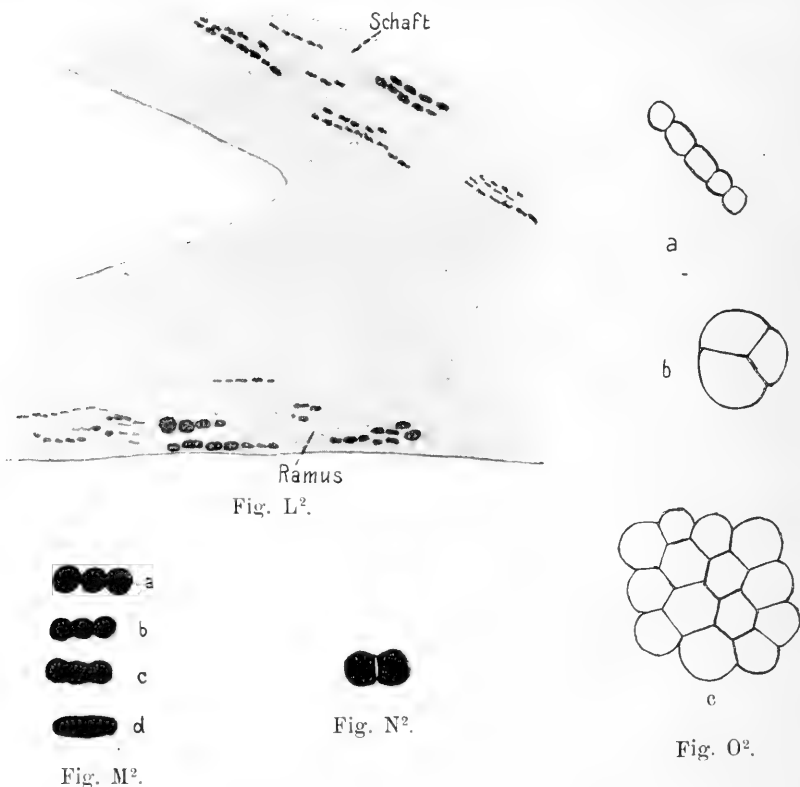


Fig. L<sup>2</sup>. Einmündung eines Ramus in den Schaft im proximalen Teil einer blaugrauen Taubenfeder.

Fig. M<sup>2</sup>. Allmähliche Verschmelzung dreier Pigmentkörner.

Fig. N<sup>2</sup>. 2 abgeplattete Pigmentkörner mit einem Spaltrum.

Fig. O<sup>2</sup>. Pigmentkörner, die sich gegenseitig abgeplattet haben.

Abnahme der Größe und der Zahl der Pigmentkörner läßt sich bei jeder Feder der Felsen- und Ringeltaube beobachten.

1) Als Farbenskala habe ich, da es eine internationale Farbtabelle über die zahlreichen Übergänge von Gelb zu Rot, Braun und Schwarz nicht gibt, die 1912 herausgegebene Farbenskala der Höchster Farbwerke verwandt. Die Zahl 1—3 gibt immer den Konzentrationsgrad der Farblösung an.

Im Anschluß an diese immer wiederkehrenden Merkmale will ich noch einige sekundäre Umgestaltungen der Pigmentkörner erwähnen, die in Federn der verschiedensten Farbe sich immer wiederfinden.

Die Körner können zu semmelartig eingeschnürten Gebilden verschmolzen sein. Bei vollkommener Verschmelzung mehrerer Körner entsteht dann ein einheitliches, länglich-ovales oder stäbchenförmiges Pigmentkorn, bei dem man nur zuweilen noch beobachten kann, daß es sich aus verschiedenen zusammensetzt (Fig. M<sup>2</sup>).

Wenn die kugelförmigen Pigmentkörner dicht nebeneinander in Reihen angeordnet sind, platten sie sich vielfach gegenseitig ab. Dabei kann zuweilen zwischen den abgeplatteten Körnern eine deutliche helle Spalte auftreten (Fig. N<sup>2</sup>).

Je nach den verschiedenen Lagen zueinander können die verschiedensten mehr oder weniger abgeplatteten Körner entstehen (Fig. M<sup>2</sup> u. O<sup>2</sup>). Liegen 3 Pigmentkörner in Dreiecksform zusammen, so platten sie sich derart ab, daß sie mit den abgeplatteten Seitenflächen in einem Winkel zusammenstoßen (Fig. O<sup>2</sup>b).

Wird ein Pigmentkorn allseits von anderen Pigmentkörnern umlagert, so erscheint es in Aufsicht sechseckig, während es in Wirklichkeit zu einem Zwölfflächner abgeplattet ist (Fig. O<sup>2</sup>c).

Sind die Körner nicht vollkommen umlagert, so behalten eine oder mehrere Seiten die Gestalt von Kugelschalen bei (Fig. O<sup>2</sup>b).

Um sicher festzustellen, daß die Pigmentkörner einzelner Reihen völlig verschmolzen sind, kann man, wenn es sich um die schwarzen oder schokoladenfarbigen Körner handelt, sie durch Auflösung der Hornsubstanz in Salzsäure isolieren. Mehr oder weniger ist jedoch auch eine Gestaltänderung mit der Auflösung der Hornsubstanz verbunden.

Was nun die übrigen Pigmentfarben anbetrifft, so sind speziell in den Spitzen der oberen Brustfedern hauptsächlich schokoladenbraune Pigmentkörner vorhanden, deren Größe mit denen im distalen Teil der grauen Kopffedern übereinstimmt. Der Durchmesser der Körner beträgt 1,6—0,9, in der Regel etwa 1,2  $\mu$ .

In den Zellen eines einzelnen Radius können sich Körner einer Größe oder die verschiedensten Übergänge der großen zu den kleinen Körnern vorfinden.

Was die Farbe anbetrifft, so scheint hier ein dunkles Schokoladenbraun vorzuherrschen, doch kann man auch hier Übergänge zu

anderen Farben deutlich erkennen, nämlich Körner, die eine gelbliche (Dianilorange D) oder primulingelbe Färbung aufweisen.

Nach dem rötlich-grauen Teil der Brust kann man im distalen Teil der Federn eine Zunahme von Körnern wahrnehmen, deren Farbe dunkel rotbraun oder rostbraun ist.

Was die Gestalt der Körner anbelangt, so sind im distalen Teil im großen und ganzen Formen, die Übergänge zu Stäbchen darstellen, sehr selten; meist sind kuglige Körner vorhanden. Die Länge und Dicke der Stäbchen ist auch hier nicht konstant, denn ich maß z. B. folgende:  $2,2:1$  —  $2,2:0,2$  —  $1,2:0,3$  —  $1,3:0,5 \mu$ .

Nach dem proximalen Teil zu nimmt die Zahl der Übergangsformen zu Stäbchen zu. Die Zellen der Radien enthalten ovale, runde, elliptische, wetzsteinförmige und spindelförmige Körner (Fig. P<sup>2</sup>). In einer Radiuszelle können sowohl Körner von gleicher als auch solche von verschiedener Gestalt und Größe vorhanden sein.



Fig. P<sup>2</sup>.

Spindelförmige  
Pigmentkörner.



Im distalen Teil der dunkelrötlich-braunen Brustfedern sind in den Radien hauptsächlich rotbräunliche und goldgelbe Pigmentkugeln vorhanden. Es findet sich ein kontinuierlicher Farbenübergang der Körner von Goldgelb zu Chrysodin, Rostbraun und Dunkelrotbraun. Zuweilen sind auch noch kleine Körner rein schwarzer Farbe von  $0,3$ – $1,3 \mu$  Durchmesser eingelagert. Die goldgelben und rotbraunen Körner übertreffen die schokoladenfarbigen und schwarzbraunen Körner der Brust- und Kopffedern noch beträchtlich an Größe. Messungen der Durchmesser ergeben z. B. folgende Werte:  $1$  —  $1,5$  —  $2$  —  $2,8$ , sogar  $3$  und  $4 \mu$ .

Die Verteilung der Körner von verschiedener Gestalt und Größe in den einzelnen Zellen ist ganz verschieden. So können in einem Radius in den einzelnen Zellen nur goldgelbe große Körner von  $2 \mu$ , oder kleinere von  $1 \mu$  oder beide zugleich vorhanden sein. Dann können diese goldgelben gemischt sein mit kleineren schwärzlichen von ca.  $0,8 \mu$  Durchmesser, so daß die goldgelbe Farbe fast verschwindet. Ferner finden sich oft in einer Markzelle nur große dunkelrotbraune oder nur kleine dieser Farbe. Alle diese verschiedenen Körner können noch mit solchen vermischt sein, deren Größe und Farbe Zwischenstufen zwischen den soeben angegebenen darstellen. Eine Regelmäßigkeit läßt sich nirgends erkennen. Nur so viel steht fest, daß im distalen Teil der Feder die großen goldgelben und rostbraunen Pigmente überwiegen, die nach dem proxi-

malen Teil durch schwärzliche kleine Pigmentkörner erst überlagert und dann völlig verdrängt werden. Diese schwärzlichen Pigmentkörner gehen wieder in bräunliche, dianilorange- und primulinfarbige über.

Sehr gut läßt sich die Farbe der Körner auf Schnittserien erkennen, da Schnitte von  $2\ \mu$  Gewähr leisten, daß die Pigmente nur in sehr dünner Lage vorhanden sind und infolgedessen keine Verdunklung der Farbe durch dichte Übereinanderlagerung eintritt.

Man erkennt, daß im Ramus die helleren chrysodinfarbigten Körner immer in den Markzellen des Ramus vorhanden sind, während in der Rindenschicht sich dunklere Farbkörner finden. Wenn in der äußeren Hornsubstanz nur noch schokoladenfarbige oder schwärzliche Körner sich vorfinden, so sind immer noch in den Markzellen gelbliche vorhanden (Taf. 22 Fig. 2 u. 3). Deutliche Farbenübergänge kann man wahrnehmen.

Wie die übrigen Pigmente, so ist auch das gelbe in regelmäßigen Körnern ausgebildet und geht über Chromgelb, Chrysodin, Rotbraun in Dunkelrotbraun über, die sämtlich dieselben Größenunterschiede aufweisen.

Nach dem proximalen Federteil zu findet auch in den Rami eine Zunahme von rein schwärzlichem Pigment statt, das wiederum in feinkörniges dianilorangefarbiges und bräunliches übergeht.

Bei *Columba livia* gehen die rötlich-grauen dunklen Brustfedern in die blaugrauen Bauchfedern über. Die Zahl der goldgelben und rostbraunen Körner wird immer geringer. Nur vereinzelt finden sich noch einige kleine chromgelbe und rostbraune Körner, vermischt mit der großen Anzahl schokoladenfarbiger und schwarzbrauner der verschiedensten Größe. Die Körnerdurchmesser sind meist 1–1,8, höchst selten über  $2\ \mu$ .

Bei *Columba palumbus* finden die gelben und rostbraunen Körner stärkere Entwicklung in den Brustfedern. Hier finden sich dunklere und hellere rötlich-graue Brust- und Bauchfedern.

Während in den Brustfedern der Felsentaube mehr oder weniger immer eine Beimischung von dunkelfarbigten Körnern vorhanden war, enthalten hier Rami und Radii der Federspitze nur goldgelbes, großes, kugliges Pigment, das die oben erwähnten Abplattungen sehr deutlich erkennen läßt, das aber nur wenige Übergänge zu ovalen, wetzstein- und stäbchenförmigen Körnern aufweist. Körner über  $2\ \mu$  Durchmesser finden sich hier sehr häufig und überwiegen zum Teil alle anderen.

In der Spitze der Rami sind im Inneren der Markzellen Körner vorhanden, die ungefähr die Farbe Flavophosphin aufweisen; in der äußeren Hornrinde sind Übergänge der goldgelben zu chrysodinfarbigem vorhanden (Taf. 22 Fig. 1). Nach dem proximalen Federteil findet eine immer größere Zunahme an dunkelfarbigem Körnern statt. Es finden sich in der Hornrinde nur noch kleinere rotbräunliche, schokoladenfarbige und schwarze, während in den Markzellen immer noch gelbliche vorhanden sind. Der Farbübergang Flavophosphingelb zu Goldgelb, Rötlich-braun, Rostbraun und Dunkelbraun erfolgt kontinuierlich. Auf der beigegebenen Tafel ist versucht worden, einige der Farbübergänge wiederzugeben (Taf. 22).

Nach dem proximalen Federteil zu wird das Pigment wieder feinkörnig erst schwärzlich und schließlich bräunlich wie im proximalen Teil der Kopffeder.

In den Federn, die zwischen den rötlich-grauen Brustfedern und den bräunlich-grauen Flügeldeckfedern stehen, ist noch chromgelbes und chrysodinfarbiges Pigment vorhanden. In einer Radiuszelle kann man nur chromgelbe oder rotbräunliche Körner wahrnehmen oder aber solche vermischt mit schokoladenfarbigem bis schwärzlichen. Es überwiegen hier schon die dunkleren Pigmentkörner. Nach dem proximalen Federteil zu findet wie in den anderen Federn ein Übergang zu bräunlichem und feinkörnigem Pigment statt.

In den Flügeldeckfedern sind chromgelbe und rostbraune Körner nicht mehr vorhanden; es finden sich hauptsächlich runde Körner dunkelbräunlicher Farbe, die auch Übergänge zu Dianilorange und Primulin aufweisen. Ihre Größe übersteigt nicht 1,4, meist finden sich solche von 1  $\mu$  Durchmesser.

Stäbchenförmige Körner der oben angegebenen Farben von schmutzig Gelb bis Schwarz übergehend, finden sich hauptsächlich in den Radiusstellen ventral der eingetrockneten Kerne, allein oder mit Körnern vermischt, deren Gestalt Übergänge zu den runden aufweist. Die Größe der Stäbchen ist wieder ganz variabel (z. B. 2:0,2 — 2,2:0,6 und 1,5:1  $\mu$ ). Neben stäbchenförmigen finden sich auch noch wetzstein- und spindelförmige.

Was nun die Farben der Körner im braunen Teil der Schwungfedern und in den braunen Querbinden der Flügel anbetrifft, so stimmen sie mit denen der Flügeldeckfedern überein. Auch hier sind kontinuierliche Übergänge der Farben von Primulin über Dianilorange, Dunkelbraun bis Schwarz vorhanden.

Die Größe der kugligen Körner ist hier aber geringer als in

den Flügeldeckfedern; es finden sich hauptsächlich solche von 0,5 bis 0,8, während Körner über 1  $\mu$  Durchmesser nur selten vorhanden sind. Während in der Spitze kuglige Körner überwiegen, zeigen sich etwas proximalwärts Körner der verschiedensten Gestalt und Anordnungsweise (Fig. Q<sup>2</sup>). Sehr zahlreich sind besonders die Stäbchen, die aber entgegen den Angaben von STRONG auch hier nicht konstant sind. Sie weisen z. B. folgende Größen auf: 0,8:0,2 bis 0,8:0,4 — 1:0,3 — 1,2:0,3  $\mu$ . Nach dem proximalen Teil der Schwungfedern zu geht die bräunliche Färbung in eine bräunlich-graue über und zwar zuerst in der braunen Innenfahne.

Fig. Q<sup>2</sup>.Fig. R<sup>2</sup>.

Fig. Q<sup>2</sup>. Pigmentkörnergruppen aus dem braunen Teil der Schwungfedern. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 12.

Fig. R<sup>2</sup>. Übergang des feinkörnigen Pigments des braunen Teiles in grobkörniges des bläulichen Teiles der Schwungfedern. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 12.

Mit zunehmender gräulicher Färbung findet sich wieder größeres Pigment, und die später noch zu besprechende Anordnung der Pigmentkörner in Paketen tritt hier wieder stärker hervor. Pigmentkörner von 0,3–0,8  $\mu$  Durchmesser gehen allmählich in solche von ca. 1,4  $\mu$  Durchmesser über (Fig. R<sup>2</sup>), die wieder dieselben Farbübergänge wie das feinkörnige Pigment aufweisen (von Primulingelb zu Schwarz). Allmählich geht die mehr bräunliche Farbe in eine schwarzbraune über, so daß die Pigmentkörner jetzt vollkommen denen in den blaugrauen Federn gleichen. Neben diesen größeren runden schwarzbraunen Körnern finden sich jedoch zuweilen stäbchenförmige von mehr bräunlicher Farbe.

Ganz an der Basis der Feder wird das Pigment wieder feinkörnig und zeigt wieder die Farbübergänge von Primulingelb zu Schwarzbraun.

Ähnliche Verhältnisse wie in den Schwungfedern finden sich in den Steuerfedern. Hier wird in der dunklen Endbinde eine schwärzere Färbung durch dichte Lagerung der dunkelbräunlichen Farbkörner erzielt.

Sehr häufig finden sich Zusammenballungen von vielen Pigmentkörnern oder Pigmentklumpen, die keine Körnerstruktur mehr erkennen lassen (Fig. N).

#### b) Über die Löslichkeit der Pigmentkörner.

Im Anschluß an die mikroskopische Untersuchung der Pigmente habe ich analog den Versuchen Miss DURHAM's die Löslichkeit der verschiedenen Pigmentkörner in einigen Reagenzien untersucht.

Miss DURHAM hatte drei verschiedene, durch keine Farbübergänge verbundene Pigmente in den Haaren der grauen Hausmaus gefunden. Die gelben Pigmente unterschieden sich von den schwarzen und schokoladenfarbigen durch ihre Löslichkeit in Zinnchlorid und Alkalien. Im ersteren blieben die schokoladenfarbigen und schwarzen ganz unverändert, im letzteren hinterließen sie einen Rückstand, der in keinem Reagens löslich war. Das gelbe Pigment löste sich völlig.

Ich habe zuerst Lösungsversuche mit Äther, Chloroform und Alkohol vorgenommen, um etwa vorhandene Lipochrome (Fettfarbstoffe) zu lösen. Jedoch zeigte es sich, daß sämtliche Pigmentformen der Felsentaube unverändert blieben.

Sodann habe ich Lösungsversuche mit Alkalien angestellt. Zu dünnen Schnitten durch die Federn der Felsentaube setzte ich kochende Pottasche- oder KalilaugeLösung und es zeigte sich, daß die chromgelben, chrysodinfarbigten rostbraunen bis dunkelrotbraunen Farbkörner schon bei geringerer Konzentration (2%) der Reagenzien in der angegebenen Reihenfolge in Lösung gehen, während alle übrigen Körner, speziell die primulingelben, schmutzig gelbbraunen, schokoladenfarbigten bis schwärzlichen Körner in alkalischer Lösung von geringer Konzentration unverändert bleiben und erst durch kochende konzentrierte Alkalienlösung (35%) teilweise gelöst wurden. Die helleren Farbkörner gehen in beiden Fällen vor den dunkleren in Lösung; die schmutzig gelben, braunen und schwarzen hinterlassen einen Rückstand, der sich gegenüber den Alkalien als unlöslich erwies.

Was die Löslichkeit der Farbkörner in Säuren anbetrifft, so ergaben sich hier ebenfalls wichtige Unterschiede. Kocht man einige

Zeit die rötlich-grauen Teile der Brustfedern in konzentrierter Schwefelsäure, so lösen sich die chromgelben, chrysodinfarbig und dunkelrotbraunen Pigmentkörner vollkommen auf und bilden eine rötlich-trübe Lösung, während alle übrigen Körner erhalten bleiben.

In konzentrierter Salpetersäure erfolgt die Lösung der ersteren mit gelber Farbe.

Alle Pigmentkörner, die eine primulingelbe, dianilorange, bräunliche bis schwärzliche Färbung aufweisen, werden von konzentrierten Säuren nicht angegriffen. Die Hornsubstanz löst sich und die Pigmentkörner werden befreit. Man kann daher diese Methode zur Isolierung der Körner verwenden, um festzustellen, ob einzelne Pigmentkörner miteinander verschmolzen sind (s. oben). Die Form der Körner wird durch die Behandlung mit Säuren jedoch mehr oder weniger verändert (GORTNER).

Auf Grund dieser Lösungsversuche kann man vielleicht schon die Vermutung aussprechen, daß wir es hier, wie in den Pferdehaaren, mit zweierlei Pigmenten, nämlich Melanoproteiden und echten Melaninen, zu tun haben, wenn wir nach GORTNER unter Melanoproteiden solche Pigmente verstehen, die Körnergestalt aufweisen und in konzentrierten Säuren und verdünnten Alkalien löslich sind. Die chromgelben, chrysodinfarbig, rotbraunen Pigmente wären Melanoproteide, während alle übrigen Pigmente echte Melanine wären.

Im Gegensatz zu den von DURHAM untersuchten Pigmenten der Haare der wildfarbigen Hausmaus sind hier bei den Pigmentkörnern in den Federn der „wildfarbigen“ Taube kontinuierliche Übergänge zwischen den verschieden gefärbten Pigmentkörnern vorhanden, d. h. Übergänge innerhalb der beiden Reihen der löslichen und unlöslichen Pigmentkörner.

In den beiden Reihen sind die Farbübergänge kontinuierlich, ähnlich wie es HOLMES-LOOMIS von den Farbstoffen der Haare der Menschen festgestellt hat. In den Menschenhaaren sind nämlich zwei verschiedene Hauptpigmente vorhanden. Das eine ist diffus und geht kontinuierlich von Gelblich, Dunkelgoldgelb in Rotbraun und Dunkelrotbraun über, während das andere Pigment körnig ist und von Gelbbraun über Braun in Schwarz übergeht. Wenn beide vorhanden sind, so kann das bräunliche und schwärzliche das rötliche ganz überdecken, ähnlich wie wir es von den körnigen Pigmenten der rötlichen Brustfeder von *Columba livia* und *palumbus* gesehen haben. Der Unterschied zwischen den beiden Pigmentreihen der Federn der



Felsentaube und der Menschenhaare ist der, daß in den Taubenfedern auch die chromgelben, rostbraunen und rötlich-braunen Pigmente in Körnchen abgeschieden sind.<sup>1)</sup>

c) Allgemeines über die Verteilung der Pigmentkörner in den Federn.

Was die Verteilung der Pigmentkörner im Schaft anbetrifft, so sind die hervorgewölbten Ecken, die Dorsal- und Ventralbalken (besonders deren Seiten und Mitte) durch stärkere Pigmentierung ausgezeichnet und heben sich, auch wenn nur spärliche Pigmentierung vorhanden ist, immer noch durch größere Pigmentansammlung hervor (Fig. C<sup>1</sup>, G<sup>1</sup>).

Von der Dorsal- und Ventralseite erstrecken sich über die Seitenflächen Pigmentablagerungen, die bei den Schwungfedern nur in der Spitze der Feder stark ausgebildet, bei den Steuerfedern schon in der distalen Hälfte der Feder vorhanden sind. Besonders in den Seitenrippen zieht sich das Pigment entlang.

Wie im Schaft, so sind auch in den Rami immer einige Stellen durch starke Pigmentierung ausgezeichnet, und zwar sind es hier die Gesimse, sowie die ventralen und dorsalen Verdickungen (Fig. X, Y, Z, A<sup>1</sup>). Wird die Stärke der Pigmentierung der Rami nach dem proximalen Federteile immer geringer, so verschwindet das Pigment aus diesen Teilen in der angegebenen Reihenfolge.

Die dorsale Verdickung der Rami ist bei den Kopf-, Brust-, Flügeldeck-, Bauch- und Schwanzdeckfedern fast nur allein pigmentiert (Fig. G, J, K), während bei Schwung- und Steuerfedern auch die ventrale Verdickung eine Pigmentierung aufweist (Fig. X—A<sup>1</sup>). In dem letzteren Falle können die Pigmentablagerungen der dorsalen und ventralen Verdickungen durch eine Pigmentierung der Seitenplatten verbunden sein.

Was nun die Verteilung der Pigmente in den Radien anbelangt, so sind hier die Hakenfasern in jeder Feder bedeutend stärker pigmentiert als die Bogenfasern. Die Pigmentierung der Teile der Hakenfasern nimmt, wenn die Pigmentierung im proximalen Teil der Feder allmählich schwächer wird, in folgender Reihe ab: Spitze der Radii, Ventrallamellen, dorsale Umbiegung und zuletzt die

1) Hierzu ist noch zu bemerken, daß sich in den Federn einer roten Trommeltaube ein rötlich-braunes Pigment findet, das ebenfalls nicht Körnchengestalt aufweist, sondern diffus verteilt ist.

kleinsten Zellen im Anfang des distalen Teiles. In den Bogenfasern nimmt die Pigmentierung vom proximalen zum distalen Teil gleichmäßig ab, in den Hakenfasern nimmt sie im Lamellenteil proximal-distalwärts ab, wird zu Beginn des Hakenteiles sehr stark und verläuft allmählich nach der Spitze der Faser.

Die einzelnen Körnerreihen können entweder zu Paketen vereinigt sein (z. B. in sämtlichen blaugrauen Federn Fig. Z<sup>1</sup>), oder sie sind gleichmäßig zerstreut über die ganze Zelle verteilt, wie in den braunen und schwärzlichen Federn (Fig. N). Die erstere Gruppierung findet sich immer in Radien, die grobes Pigment, die letztere in solchen, die nur feinkörniges enthalten.

Die Stärke der Pigmentierung ist in den einzelnen Zellen ganz verschieden, einzelne Zellen sind vollgepfropft mit Pigmentkörnern, andere enthalten nur wenige Pigmentreihen (Fig. B, C, D).

Die verschieden starke Pigmentierung kann man in den Radiuszellen fast sämtlicher Taubenfedern beobachten, besonders gut in den Brust- und Schwungfedern.

Auffallend ist die Rolle, die die eingetrockneten Kerne bei der Pigmentverteilung spielen. Wie schon MASHA hervorgehoben hat, können sie sich durch stärkere Pigmentumlagerung oder -einlagerung auszeichnen (in den Radien der braunen und schwarzen Federn). Bei starker Pigmentierung tritt der Kern oft auch als heller Fleck hervor, oder auf der Höhe des Kernes findet sich in der Zelle eine schmale pigmentlose Zone, so daß die Pigmentierung in eine dorsal und eine ventral vom Kern gelegene zerfällt.

Es kann ferner aber auch nur auf einer dieser Seiten die Pigmentierung ausgebildet sein. In den dachförmigen Brustfederadii findet sich z. B. eine dorsal vom Kern gelegene und diesen halbmondförmig umfassende Pigmentierung (Fig. B—D). In anderen Fällen, wie in den Radien der Schwanzfedern, ist nur die ventral vom Kern gelegene Pigmentierung ausgebildet (Fig. N). Einen Überblick über die verschiedenen Pigmentierungsarten des Kernes gibt Fig. S<sup>2</sup>.

#### d) Die spezielle Anordnung der Pigmentkörner.

STRONG gibt an, daß in den Radien der Schwungfedern von *Sterna caspia* Melaninstäbchen parallel zur Achse der Radii angeordnet sind, während HAECKER (1890) erwähnt, daß in den rötlich-grauen Brustfedern der Ringeltaube kuglige rostbraune Körner zwischen den Hornschichten und in den Radiussegmenten in perl-

schnurartigen, der Längsrichtung dieser Organe folgenden Reihen angeordnet sind.

Nach meinen Beobachtungen ergibt sich, daß im Schaft wie in den Rami alle Pigmentkörner in Reihen angeordnet sind, die parallel zur Achse des Schaftes und des Ramus verlaufen und gewöhnlich zu mehreren nebeneinander gelagert sind, so daß man auf Querschnitten ebenfalls reihenförmige oder spindelförmige Gruppen findet (Fig. X—A<sup>1</sup>, G<sup>1</sup>). Diese Pigmentkörperreihen der Querschnitte der Schäfte wie auch der Rami zeigen meist einen ganz charakteristischen Verlauf.

An der Peripherie und an der durch die Markzellen gegebenen inneren Grenzlinie des Ramus und Schaftquerschnittes haben die Pigmentkörperreihen die Gestalt von Äquidistantensystemen von diesen beiden Linien. Diese Kurvensysteme gehen allmählich ineinander über (Fig. Y u. G<sup>1</sup>).

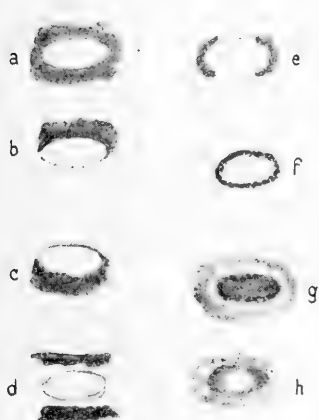
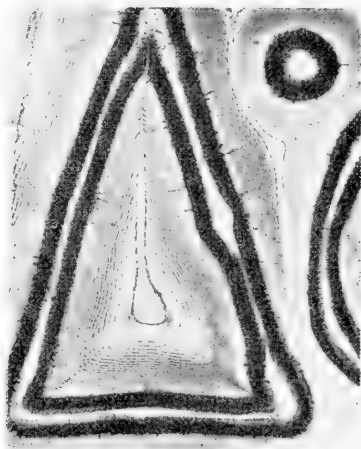
Die oben erwähnte Vereinigung der Körner zu Längsreihen und dieser wieder zu Gruppen findet sich in besonders charakteristischer Weise in den Seitenwänden der lamellenartigen Rami wieder. Jede dieser im Querschnitt spindelförmigen Gruppen ist scharf von den benachbarten getrennt und umfaßt einen elliptischen oder runden Fleck, der entweder pigmentfrei ist oder eine starke Pigmenteinlagerung oder -umlagerung aufweist (Fig. T<sup>2</sup>). Diese Flecke erinnern an die von MASHA beschriebenen Zellkerne der Radiuszellen, die sich in gleicher Weise durch Pigmentierung hervorheben können. Vermutlich stellen auch hier diese ovalen oder runden Flecke die eingetrockneten oder verhornten Zellkerne dar.

Was nun die Anordnung der Pigmentkörner in den Radien anbelangt, so sind sie auch hier fast stets in Reihen parallel zu den Achsen der Radien gelagert, gleichgültig, ob das Pigment körnig oder stäbchenförmig, groß oder klein ist (Fig. N, Z<sup>1</sup>), nur zuweilen, wenn das Pigment feinkörnig ist, erkennt man dicht an den Kernen der Radiuszellen einen anderen Verlauf der Pigmentkörperreihen, indem nämlich diese konzentrisch um den Kern gelagert sind (Fig. S<sup>2</sup>f).

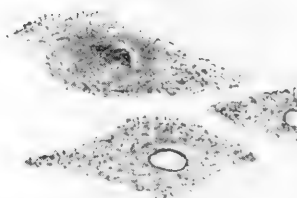
Als Analogon zu der typischen Anordnungsweise der Pigmentkörner kann man vielleicht die spezifischen Niederschlagskurven anführen, die nach LIESEGANG bei Wirkung von Silbernitrat auf eine chromierte Gelatineplatte entstehen, wenn man auch zu beobachten hat, daß die meisten Pigmente als fertige Körner in die Rami und Radii eingeführt werden.

Bringt man das Silbernitrat in Gestalt beliebiger Linienfiguren auf die chromierte Gelatineplatte, „so entstehen rhythmische Niederschläge in Gestalt von Äquidistantensystemen nach innen und außen von den Silbernitratkurven“. Stehen mehrere dieser Silbernitratliniensysteme neben- oder ineinander, so erfolgt ein allmählicher Übergang des einen Liniensystems in das andere in ähnlicher Weise wie bei den durch die Pigmentreihen gebildeten Liniensystemen eines Ramus oder Schaftquerschnitts (vgl. Fig. U<sup>2</sup> u. G<sup>1</sup>).

Außer der Anordnung findet auch die Abplattung der Pigment-

Fig. S<sup>2</sup>.Fig. U<sup>2</sup>.

a



b

Fig. T<sup>2</sup>.

Fig. S<sup>2</sup>. Die verschiedenen Pigmentierungsarten der eingetrockneten Kerne in den Haken- und Bogenfaserzellen einer braunen Schwungfeder.

Fig. T<sup>2</sup>. Pigmentgruppe aus den Seitenplatten der Rami der Schwung- und Schwanzfedern; a aus dem grauen Teil, b aus dem braunen Teil der Federn.

Fig. U<sup>2</sup>. Niederschlagskurven bei Wirkung von Linienfiguren aus Silbernitrat auf eine chromierte Gelatineplatte (nach GEBHARDT).

kugeln eine Parallele in der Wirkung von Silbernitratropfen auf eine chromierte Gelatineplatte. Es entstehen bei diesen Versuchen in Kolloiden dieselben Abplattungen, besonders aber die typische Ausbildung von niederschlagsfreien spindelförmigen Spalträumen zwischen abgeplatteten Tropfen, wie wir sie bei den Pigmentkörnern gesehen haben (Fig. N<sup>2</sup>).

Sicherlich kann man im Hinblick auf diese Abplattungen der Pigmentkörner die Vermutung aussprechen, daß sie bei ihrer Entstehung dickflüssig oder vielleicht kolloidal gewesen sind.

#### e) Pigmentkörner und mechanische Beanspruchung.

Es kann im Anschluß an die Untersuchungen der Pigmente nun die Frage aufgeworfen werden, ob vielleicht die hier beschriebene charakteristische Verteilung der Pigmente mit der mechanischen Beanspruchung der Federn irgendwie in Beziehung steht.

Man erkennt ohne weiteres, daß diejenigen Stellen die stärkste und dichteste Pigmentierung aufweisen, die mechanisch am meisten beansprucht werden. Es sind dies die Gurtungen und Balken der Träger, die Ansatzrippen (Gesimse) im Schaft und Ramus, die Dorsalleisten und die torquierten Teile der Radien.

Die Bedeutung dieser Verteilung der Pigmentkörner auf die Stellen größter mechanischer Beanspruchung liegt vielleicht darin, daß die Festigkeit der Hornsubstanz erhöht wird. Durch die Einlagerung der Pigmentkörner wird die Elastizität geringer, die Festigkeit verstärkt, ähnlich wie dies bei dem elastischen Kautschuk durch die Einknetung von Schwefel im Vulkanisierungsprozeß geschieht.

Eine Stütze für die Ansicht, daß starke Pigmentierung die Festigkeit der Federn erhöht, kann in Beobachtungen NAUMANN's erbracht werden.

NAUMANN berichtet von einigen Vögeln, insbesondere vom großen Brachvogel (*Numenius arcuatus*), daß das Gefieder im Laufe des Sommers erstaunliche Veränderungen durch Abreiben und Abstoßen erfährt. „Die lichten Farben der Federränder sind im Herbst größtenteils verschwunden, weil sich die Kanten mit ihnen abgestoßen haben. Große Sägezackenflecke vom Rande gegen die Mitte der Feder vorspringend sind wie aus der Feder herausgebissen, während die dunkel gefärbten Teile der Feder mehr Widerstand geleistet zu haben scheinen und stehen geblieben sind.“

Dient das ursprünglich als Nebenprodukt des Stoffwechsels entstandene Pigment zur Herstellung einer größeren Festigkeit der Feder, so erhalten auch einige Färbungen und Zeichnungen der Schwung- und Schwanzfedern eine gewisse Bedeutung. Man kann in vielen Vogelgruppen verfolgen, daß diese Federn eine stärkere braune oder schwarze Pigmentierung aufweisen, oder daß sich dunkle Querbänder am Ende der Schwanzfedern befinden (z. B. Tauben und Raubvögel).

Vielleicht besteht zwischen Pigmentierung und mechanischer Beanspruchung noch der Kausalzusammenhang, daß nämlich an Stellen stärkster Hornproduktion infolge erhöhten Stoffwechsels auch eine stärkere Pigmentierung auftritt.

### Erklärung der Abbildungen.

---

#### Tafel 22.

Fig. 1. Querschnitt durch die Spitze eines Brustfederramus von *Col. palumbus*.

. Fig. 2 und 3. Querschnitte in verschiedener Höhe durch einen Brustfederramus von *Col. livia*.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über den Bau der Giftdrüsen bei *Plotosus* und anderen Fischen.

Von

**E. N. Pawlowsky,**

Assistent am Lehrstuhl für Zoologie an der Kais. Militärärztlichen Akademie  
zu St. Petersburg.

**Mit Tafel 23–25 und 4 Abbildungen im Text.**

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn SHIGEHO TANAKA, welchem ich guterhaltene Museumsexemplare japanischer giftiger Fische verdanke, ist mir die Möglichkeit gegeben, eine neue Arbeit über den Bau der Giftdrüsen bei den Fischen zu veröffentlichen, dessen Studium ich mir zur Aufgabe gestellt habe. Von den durch Herrn TANAKA gesandten Fischen sollen hier *Apistus evolans*, *Paracentropogon rubripinnis* und *Pterois lunulata* beschrieben werden.

Für das Studium von Museumsexemplaren verwende ich ausschließlich die Einbettung in Celloidin, indem bei dieser Methode ein Schrumpfen der Zellen gänzlich vermieden wird, wie es sich bei Paraffineinbettung selbst bei Benutzung gut konservierten frischen Materiales nicht vermeiden läßt. Dem Schrumpfen sind vorzugsweise die Drüsenzellen der Epidermis und der Giftdrüsen unterworfen. Zum Färben verwendete ich die üblichen Zusammenstellungen, von denen sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach WEIGERT und die VAN GIESON'sche Mischung am besten bewährten; bei der Benutzung von Museumsmaterial wird man sich naturgemäß mit der



Feststellung der topographischen Verhältnisse und der größeren Züge des Baues begnügen müssen, und für diesen Zweck ist die erwähnte Färbungsmethode durchaus geeignet.

### **Acanthopterygii.**

Fam. *Scorpaenidae*.

#### ***Apistus evolans* JORDAN et STARK.**

(Taf. 23 Fig. 2.)

Die Stachelbewaffnung dieses Fisches besteht aus 14 (nach GÜNTHER aus 15) Knochenstrahlen der Rückenflosse, 3 Strahlen der Afterflosse und je einem Strahl in den beiden Bauchflossen. Giftdrüsen befinden sich in allen Stachelstrahlen der Flossen. Ihr Bau ist der gewöhnliche, und sie liegen in Gestalt von Spindeln zu zweien in jedem Flossenstrahl, in den entsprechenden antero-lateralen Rinnen dieser Strahlen. Die Drüsen bestehen aus Drüsenzellen, welche durch flache Stützzellen voneinander getrennt sind und zu dem gleichen Typus von kompakten mehrzelligen Drüsen ohne Ausführungsgang gehören wie bei den übrigen *Scorpaenidae* (Taf. 24 Fig. 10).

Durch das Vorhandensein dieser Giftdrüsen in den Flossen wird denn auch die schmerzhaftige Wirkung der von *Apistus* zugefügten Stiche erklärt, die schon längst bekannt war. So teilen STEINDACHNER u. DÜDERLEIN (14) nach den Angaben von CUVIER u. VALENCIENNE mit, daß die japanischen Fischer *Apistus alatus* für einen gefährlichen Fisch ansehen, welcher schmerzhaftige Stiche austellt. Auf Grund dieser Angaben hat auch COUTIÈRE (2) *Apistus* in sein Verzeichnis giftiger Fische aufgenommen, indem er dabei bemerkt: „appareil à venin non décrit“ (p. 12). Ebenso ist *Apistus* in der Dresdner Hygienischen Ausstellung (1911) in der japanischen Abteilung unter die durch ihre Stiche giftigen Fischen aufgenommen worden.

#### ***Paracentropogon rubripinnis* (SCHLEGEL).**

(Taf. 23 Fig. 1.)

Ein kleines Fischchen von 8 cm Länge. In der Rückenflosse 14, in der Afterflosse 3 und in den Bauchflossen je 1 Stachelstrahl (wie bei den übrigen *Scorpaeniden*). In den Stachelstrahlen befinden sich Giftdrüsen, welche ihrem Typus nach mit denjenigen bei *Scorpaena*,

*Synanceia*, *Pelor*, *Apistus* u. a. völlig übereinstimmen. Die Stacheln der Deckknochen des Schädels enthalten keine Giftdrüsen.

***Pterois lunulata* SCHLEGEL.**

(Taf. 23 Fig. 3.)

Bei der Gattung *Pterois* sind Giftdrüsen von BOTTARD (1) entdeckt, und auch von mir (PAWLOWSKY 11, 11a) beschrieben worden. Ich habe dieselben von neuem untersucht, da ich von Herrn SHIGEO TANAKA ein großes Exemplar der Gattung *Pterois* von 18 $\frac{1}{2}$  cm Länge erhalten habe. Die größten Strahlen der Rückenflosse erreichten 44 mm Länge, während die in Rinnen liegenden Drüsen 30 mm lang waren. Bei *Pterois* haben wir es mit den am stärksten entwickelten Drüsen zu tun, und zwar sowohl in relativer wie auch in absoluter Hinsicht.

Fam. *Theutididae*.

***Siganus* sp.**

Es wurden zwei verschiedene Arten der Gattung *Siganus* untersucht, welche sich leider nicht genau bestimmen ließen. Stachelstrahlen sind in der Rückenflosse (13), der Afterflosse (7) und in den Brustflossen (je 2 in jeder Flosse) enthalten. Die Giftdrüsen liegen zu je 2 in jedem Strahl. Ihr Bau entspricht durchaus dem Typus kompakt mehrzelliger Drüsen, wie wir ihn auch bei anderen giftigen Fischen antreffen.

Im Jahre 1909 untersuchte ich (9, 9a) *Acanthurus triostegus* aus der gleichen Familie der *Theutididae* und gelangte zu dem Schlusse, daß die von BOTTARD (1) bei dem genannten Fische beschriebenen Giftdrüsen nicht vorhanden sind. Da die Drüsen bei *Siganus* verhältnismäßig schwach entwickelt und nur bei Einbettung in Celloidin gut zu sehen sind, so erscheint es uns sehr wahrscheinlich, daß ich an den in Paraffin eingebetteten Präparaten von *Acanthurus* die in den sehr kurzen und seichten Rinnen des Stachelendabschnittes enthaltenen Reste des drüsigen Gewebes übersehen habe. Leider besitze ich kein Material, um diese Frage nochmals nachzuprüfen.

**Physostomi.**Fam. *Siluridae*.*Plotosina*.

*Plotosus canius* HAM. BUCH. und *Plotosus anguillaris* BLOCH.  
(Taf. 23 Fig. 4)

besitzen je einen Stachelstrahl an der Rückenflosse und den Brustflossen. Der Strahl ist seitlich komprimiert; sein vorderer und sein hinterer Rand sind mit scharfen (Taf. 25 Fig. 13 *st*) Zähnchen besetzt, deren Spitze nach unten gerichtet ist. Die Seitenflächen des Strahles sind mit schief verlaufenden Rinnen versehen.

Die Giftdrüsen von *Plotosus* sind von BOTTARD (1) entdeckt und beschrieben worden, welcher die in dem entsprechenden Kapitel seines Buches enthaltenen Angaben in folgender Weise zusammenfaßt:

„L'appareil à venin du Plotose rayé siège en avant des nageoires pectorales et de la première nageoire dorsale. Il est représenté: 1<sup>o</sup> par une forte épine acérée, dentelée sur ses bords et creusée d'un canal central en communication avec le réservoir à venin placé à la base de l'épine; 2<sup>o</sup> d'un réservoir à venin. Celui-ci est une poche piriforme, simple pour l'épine dorsale, double pour les épines pectorales, fibreuse à l'extérieur, dénuée de fibres musculaires, mais très riche en fibres élastique. Elle est tapissée à la surface interne de cellules à sécrétion.

La canal creusé dans l'intérieur de l'épine s'étend jusqu'à une petite distance de son extrémité libre, et aboutit à une encoche sur son bord postérieur.

Un autre réservoir à venin, plus externe que le premier, se trouve situé dans l'épaisseur des nageoires dorsales et pectorales, derrière l'épine et à sa base.

Il n'y a pas écoulement de venin à l'extérieure, à l'état normal, et aucun muscle à fonction spéciale n'est annexé aux réservoirs à venin. Il faut que l'épine se brise dans les tissus — et sa fragilité amène toujours ce résultat, quand on fait une pression, soit avec la main, soit avec le pied, sur le dos de l'animal, — pour qu'il y ait pénétration d'une quantité notable de venin dans la plaie.

Cet appareil à venin est donc purement défensif, comme celui de la *Synancee*.

L'appareil à venin du *Plotosus* rayé ne ressemble à celui de la *Synancea* qu'en ce qu'il est absolument clos et que le poisson reste tout à fait passif vis-à-vis du pêcheur qu'il blesse (p. 92).“

Auf Grund meiner eigenen Studien gelange ich zu abweichenden Schlüssen. Vor allem muß bemerkt werden, daß über der Basis der Brustflosse eine punktförmige Vertiefung zu bemerken ist — die Ausmündung der Axillardrüse (Taf. 24 Fig. 5 *axp*), welche wie auch bei *Schilbeodes* [G. REED (13)] eine durch Bindegewebtsfalten in wenig zahlreiche Abschnitte eingeteilte Tasche darstellt. Der Halsteil dieser Tasche ist eng und kurz, und ihre Wanderung wird durch eine Einstülpung des Integumentepithels gebildet, während das Lumen der Tasche mit Drüsenzellen ausgefüllt ist, zwischen denen flache Stützzellen liegen.

Bei den von mir untersuchten Exemplaren konnte ich (abgesehen von dem Halsteil der Tasche) keinen Hinweis auf das Vorhandensein eines Ausführanges (Taf. 24 Fig. 5 *axg*) in der Masse der Tasche bemerken; der Typus, nach welchem dieses Organ gebaut ist, entspricht demnach durchaus dem Typus der kompakten, mehrzelligen Drüsen. Auf Grund meiner eigenen Bekanntschaft mit dem Bau der Axillardrüsen kann ich deren Homologie mit den anderen mehrzelligen Drüsen der Fische (Schleimsäcke von *Myxine*, Giftdrüsen) durchaus bestätigen, wie sie von mir in meiner letzten Arbeit (10, 10a) unter Zugrundelegung der Angaben von G. REED (13) durchgeführt wird.

Ein besonderes Interesse bietet der Bau der Giftdrüsen von *Plotosus*, indem er stark von den Angaben BOTTARD's abweicht.

Die Giftdrüsen umhüllen die Seitenflächen der Knochenstrahlen fast bis zu deren Basis in Gestalt von gewundenen Plättchen aus Epithelgewebe. Sowohl in den Brustflossen, wie auch in der Rückenflosse finden sich je 2 Drüsen (Taf. 24 Fig. 6, 7, 8 *gd*), deren Gestalt auf keinen Fall eine birnförmige genannt werden kann (BOTTARD).

Auf Querschnitten durch die Knochenstrahlen der Flossen bemerkt man längsverlaufende Kanäle, welche den Knochen teils seiner Länge nach, teils in etwas schiefer Richtung durchsetzen, wobei sie stellenweise an die Oberfläche des Knochens hervortreten (Taf. 24 Fig. 6, 7 *st*). Solche Kanäle sind mehrere vorhanden, und ihre Gestalt ist eine verschiedene; in ihnen verlaufen Gefäße, welche den Knochen versorgen und entgegen den Angaben von BOTTARD in keinerlei Beziehungen zu den Giftdrüsen stehen.

Auch der mikroskopische Bau der Giftdrüse ist ein anderer, als dies von BOTTARD kurz beschrieben wurde (Zitat siehe oben).

Nach meinen Ergebnissen besteht die Drüse aus einer ungemein großen Anzahl von secretorischen Zellen (Taf. 24 Fig. 6, 8, 12 *dz*), welche an den Seitenflächen des Strahles in mehreren Schichten angeordnet dicht nebeneinander liegen. Die Zahl dieser Schichten nimmt nach der Basis des Strahles hin ab (vgl. Taf. 24 Fig. 6, 7 *gd*). Diese Zellen sind von unregelmäßig vieleckiger Gestalt und besitzen einen im Verhältnis zu ihrer Größe kleinen Kern. In ihrem Verhalten den Färbemitteln gegenüber zeigen sie große Übereinstimmung mit jenen einzelligen epidermalen Drüsen von *Plotosus* und anderen Fischen, welche zu den mit sauren Färbemitteln färbbaren Eiweißdrüsen (cellules acidophiles KWIETNIEWSKY [3], seröse Drüsenzellen NUSBAUM [4], Kolben, taschenförmige Eiweißdrüsen OXNER [5], PAWLOWSKY [7, 8, 10, 10a]) gerechnet werden. Die secretorischen Zellen der Drüsen treten an keiner Stelle in unmittelbare Berührung miteinander, indem sie durch Scheidewände aus flachen „Stütz“-Zellen (Taf. 24 Fig. 6, 8, 12 *stz*) voneinander getrennt sind, welche die Drüse auch an ihrer Oberfläche bedecken (auf dem Schema, Fig. 13, Taf. 25 sind die Stützzellen (*stz*) mit violetter Farbe dargestellt, während von den Drüsenzellen (*dz*) nur eine Schicht abgebildet ist, um eine überflüssige Kompliziertheit der Zeichnung zu vermeiden). Das hier Angeführte genügt vollkommen, um uns von der Identität des Baues der hier besprochenen Organe von *Plotosus* mit den Giftdrüsen bei *Scorpaena*, *Synanceia*, *Trachinus*, *Noturus* und anderen Fischen zu überzeugen.

Die Drüsen aller von mir untersuchten *Plotosus*-Exemplare waren offenbar längere Zeit hindurch untätig gewesen, da in keinem Abschnitt derselben ein Zerfall von Drüsenzellen oder ein Zerreißen von Stützzellen, mit anderen Worten keine Bildung eines falschen Ausführganges zu bemerken war, wie dies für die kompakten mehrzelligen Drüsen, zu denen auch die Drüsen von *Plotosus* zweifellos gehören, so überaus charakteristisch ist.

Bis jetzt unterschieden sich die Giftdrüsen von *Plotosus* von den entsprechenden Organen anderer Fische nur durch ihre flache, gewundene Gestalt und dadurch, daß sie nicht in den Rinnen der Strahlen, sondern auf deren Seiten liegen (Taf. 24 Fig. 10, 12 *st*). Allein der Unterschied zwischen ihnen ist nicht hierauf beschränkt. Das bedeutendste Interesse bieten die uns beschäftigenden Drüsen durch ihre besonderen Beziehungen zur Epidermis.

Bei den bisher untersuchten Fischen (*Scorpaena*, *Sebastes*, *Trachinus*, *Schilbeodes* u. a.) sind die im allgemeinen spindelförmig gestalteten Giftdrüsen durch ihr distales Ende mit der Epidermis der Flossenhaut verbunden, und ihre Stützzellen gehen in die indifferenten Epidermiszellen über, die Drüsenzellen dagegen in die serösen einzelligen Drüsen des Integuments. Derartige Beziehungen der Drüsen kann man indessen nur an solchen Exemplaren von Fischen beobachten, bei welchen das Integument der Flossen ganz intakt geblieben und der Zusammenhang zwischen den Drüsen und der Epidermis nicht beeinträchtigt worden ist. Leider ist es bei den meisten der mir zur Verfügung stehenden Exemplaren von *Plotosus* nicht gelungen, diese Verhältnisse festzustellen, indem die Epidermis auf dem Gipfel des Strahles und auf dessen scharfen Kanten abgerieben war. Allein abgesehen von dem Zusammenhang des distalen Teiles der Drüsen mit der Epidermis, dessen Vorhandensein man nur vermuten kann, sind die Drüsen auch noch durch besondere, ebenfalls aus Epidermiszellen bestehende Falten mit der Epidermis verbunden. Über diesen Zusammenhang kann man sich am besten an der Hand von Querschnitten durch einen Flossenstrahl klar werden, welche mit WEIGERT'schem Eisenhämatoxylin und VAN GIESON'scher Mischung gefärbt wurden. Die Seitenflächen des Knochenstrahles sind von den gelb gefärbten Giftdrüsen umgeben. An die lateralen Flächen dieser letzteren tritt in einiger Entfernung von ihrem Vorderrande von der Epidermis der gleichen Körperseite aus ein faltiger Strang heran (Taf. 24 Fig. 6, 7, 8, 12  $ep_1$ ; Taf. 25 Fig. 13  $ep_1$ ), welcher aus indifferenten Epidermiszellen besteht (Taf. 24 Fig. 9  $ep_1$ ), in deren Innerem bisweilen Ablagerungen eines amorphen körnigen Pigments zu beobachten sind. Wie es sich bei dem Studium mit Immersions-systemen herausstellt, gehen die Zellen dieses Stranges unmittelbar in die Stützzellen (Taf. 24 Fig. 9  $stz$ ) der Drüse über. Näher zur Basis der Flosse nimmt der Strahl im Querschnitt eine mehr runde Gestalt an, und die Drüse wird dünner, aber die verbindende Epidermisfalte ist auch hier vorhanden (Taf. 24 Fig. 7  $st$ ,  $dz$ ,  $ep_1$ ). Letztere verschwindet samt der Drüse erst fast an der Basis der Flosse.

Diese eigenartige Verbindung zwischen der Drüse und der Epidermis, wie sie noch bei keinem einzigen der bis jetzt untersuchten Fische mit solchen Organen angetroffen worden ist (*Scorpaena*, *Synanceia*, *Pelor*, *Pterois*, *Sebastes*, *Sebastodes*, *Sebastiscus*, *Paracentro-*

*pogon*, *Apistus*, *Trachinus*, *Siganus* u. a.) steht nun wohl in gewissem Zusammenhang mit der Zähnelung des Flossenknorpelstrahles.

Bei den oben in Klammern angeführten Fischen sind die Strahlen der Flossen glatt (vgl. das Schema fig. 8, tab. 27 der Arbeit 11), weshalb der Fisch mit Leichtigkeit eine Wunde zufügen und den Strahl hierauf wieder zurückziehen kann. *Plotosus* dagegen ist im Gegenteil durch die sägeartigen Ränder seines abgeplatteten Strahles charakterisiert, dessen einzelne Zähnnchen nach der Basis der Flosse gerichtet sind (Taf. 25 Fig. 13 st). Wegen der spitzen und schmalen Gestalt seiner Waffe vermag es der Fisch mit Leichtigkeit Wunden zuzufügen; das Zurückziehen des Strahles aus der Wunde wird indessen durch seine Zähnnchen erschwert, welche die Gewebe des verwundeten Tieres zerreißen. Hieraus geht klar hervor, daß eine große Gewalt erforderlich ist, um den Strahl aus der Wunde herauszuziehen, durch deren Anwendung natürlich sowohl die Drüse selbst wie auch der Flossenstrahl Schaden erleiden. Ich vermute, daß die beiden von mir beschriebenen, die Giftdrüse mit der Epidermis verbindenden Epithelfalten dazu beitragen, die Drüsen bei dem Herausziehen des Strahles aus der zugefügten Wunde vor Verletzungen zu bewahren. Bei forcierten Verwundungen werden natürlich auch diese Falten keinen Nutzen bringen, da der Strahl in solchen Fällen bis zu seiner Basis entblößt werden oder selbst in beliebiger Höhe abbrechen kann. Allein auch solchen Fällen gegenüber vermag der Fisch sich zu schützen: schon BOTTARD hat die Regenerationsbefähigung des Stachels von *Plotosus* beobachtet: „L'épine du *Plotosus*, une fois brisée, peut se renouveler, et nous avons suivi les divers stades de cette restauration sur plusieurs individus“ (p. 89).

Auch ich habe ein Exemplar von *Plotosus* mit einem regenerierten Strahl der Rückenflosse zu Gesicht bekommen. Es wäre von großem Interesse, den Regenerationsprozeß des Strahles wie auch der Giftdrüsen in seinen Einzelheiten an gutem Material untersuchen zu können, wenn diese letzteren Organe in der Tat einem solchen Prozesse unterliegen. Als noch unverarbeiteten Beitrag zu der hier berührten Frage, wobei wir dieselbe im weiteren Sinne auffassen und auf alle Giftapparate der Fische ausdehnen wollen, will ich einen Fall von Regeneration einer Flosse bei *Scorpaena porcus* anführen, den ich im Jahre 1907 beobachtet und in einer meiner in russischer Sprache erschienenen Arbeiten (8) flüchtig erwähnt habe. Das betreffende *Scorpaena*-Exemplar besaß in der ersten Rückenflosse (Textfig. A) 12 statt 11 Strahlen, wobei der überzählige

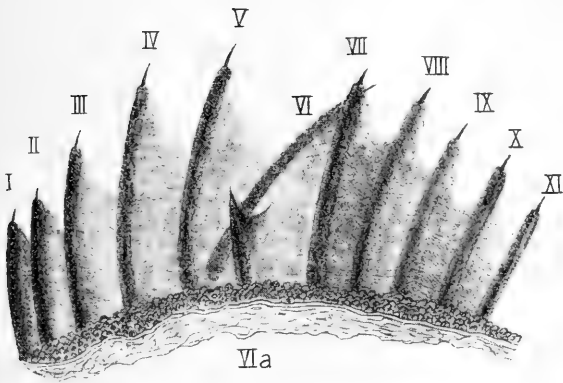


Fig. A.

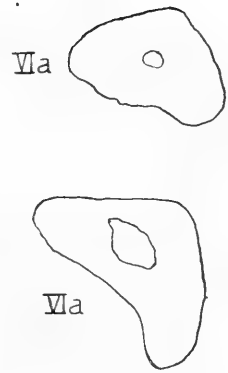


Fig. D.

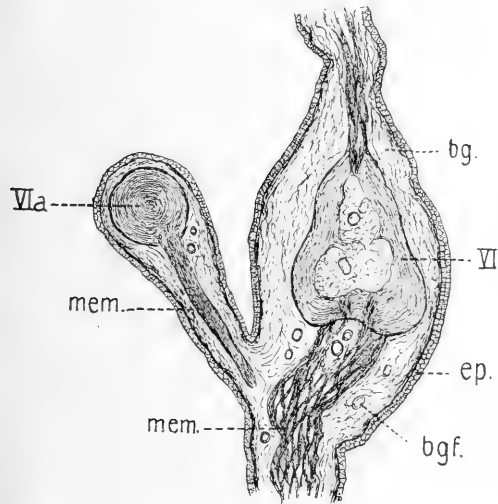


Fig. B.

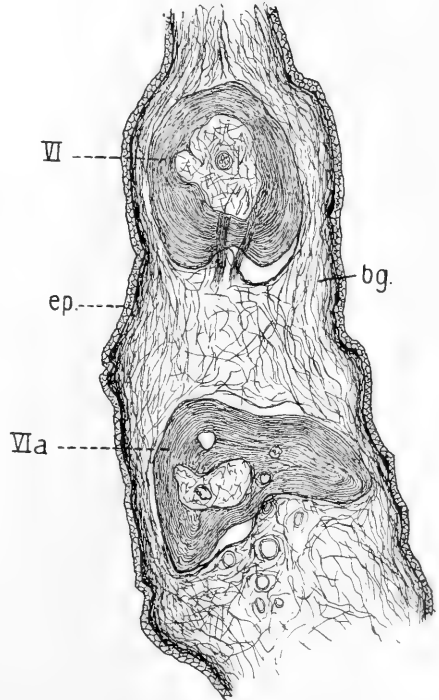


Fig. C.

Fig. A. Rückenflosse von *Scorpaena porcus* mit regenerierendem sechsten Strahl (VIa). 1:1.

Fig. B. *Scorpaena porcus*. Querschnitt durch den gebrochenen (VI) und den statt desselben auswachsenden (VIa) Knochenstrahl der Rückenflosse auf der Höhe des oberen Drittels des Regeneraten (VIa). bg Binde-  
gewebe. bgf Blutgefäß. ep Epidermis.  
mem interradiäre Membran. REICHERT Obj. 2, Ok. 2.

Fig. C. *Scorpaena porcus*. Querschnitt durch den gebrochenen (VI) und den statt desselben auswachsenden (VIa) Knochenstrahl der Rückenflosse auf der Höhe der Strahlenwurzel. Ep Epidermis. bg Binde-  
gewebe. REICHERT Obj. 2, Ok. 2.

Fig. D. *Scorpaena porcus*. Konturen der Querschnitte des regenerierenden Strahls zwischen den bezeichneten Stellen in Fig. B u. C. REICHERT Obj. 2, Ok. 2.



Strahl (VIIa) links von dem 6. Strahl saß. Dieser überzählige Strahl (VIIa), der an Höhe  $\frac{1}{3}$  seines Nachbars erreichte, war unter einem Winkel zur Fläche der Flosse geneigt, mit der er durch die interradiäre Membran verbunden war. Mit Ausnahme des 6. standen alle Strahlen der Flosse in Verbindung mit den die Strahlen stützenden knöchernen Elementen; der 6. Strahl dagegen war an seiner Basis abgebrochen, und an seiner Stelle wuchs seitlich von ihm der Strahl VIIa hervor. Indem ich die Flosse an der Hand einer Serie von Querschnitten untersuchte, konnte ich mich davon überzeugen, daß bei dem Regenerat (VIIa) nicht nur die Giftdrüsen vollständig fehlten, sondern auch keine Rinnen zu deren Aufnahme vorhanden waren. In seinem oberen Abschnitt besaß das Regenerat im Querschnitt eine runde Gestalt (Textfig. B, VIIa), in seinem unteren Abschnitt dagegen eine dreieckige (Textfig. C, D, VIIa). Auf Grund des hier beschriebenen Falles drängt sich die Frage auf, ob die Giftdrüse regeneriert, und wenn dies der Fall ist, unter welchen Bedingungen und in welchem Umfang diese Regeneration stattfindet. Diese Frage können nur durch experimentelle Untersuchungen beantwortet werden; da ich nun leider nicht die Möglichkeit habe, mich mit derartigen Versuchen zu beschäftigen, so ziehe ich es vor, die Aufmerksamkeit der sich hierfür interessierenden Forscher auf die in der Literatur augenscheinlich noch nicht berührte Regeneration der Flossen von Fischen zu lenken, welche mit Giftdrüsen versehen sind.

Zum Schluß möchte ich noch einige Betrachtungen allgemeinen Charakters über die morphologischen Verhältnisse der Giftdrüsen bei den Fischen aussprechen. In meiner Arbeit vom Jahre 1909 habe ich (9, 9a) auf mehrere Stufen der Komplikation im Bau der Giftapparate bei den Fischen hingewiesen. Als niedrigste Stufe betrachte ich die in der Haut der Flossen zerstreut liegenden einzelligen Drüsen, indem ich annahm, daß deren Secret in die durch den Strahl verursachte Wunde gerät und irgendeine Wirkung auf den Organismus des verletzten Tieres ausüben kann.

Einen etwas komplizierteren Apparat bilden die unbeständigen und nicht differenzierten Komplexe einzelliger Drüsen, welche im Verlaufe der Periode der geschlechtlichen Tätigkeit an bestimmten Stellen des Körpers der Fische auftreten, so z. B. an den Stacheln von *Cyllionymus*, wenn die entsprechende Beobachtung von BOTTARD (1) sich bestätigen sollte.

In morphologischer Hinsicht höher stehen die beständigen, aber in anatomischer Hinsicht noch nicht von der Epidermis differenzierten Komplexe einzelliger Hautdrüsen (z. B. in den Rinnen des Schwanzstachels von *Trygon pastinaca*).

Den allervollendetsten Apparat endlich repräsentieren die beständigen und zu besonderen Organen („kompakten“ mehrzelligen Drüsen) differenzierten Komplexe einzelliger Drüsen der Epidermis (Giftdrüsen in den Stachelstrahlen der Flossen und den Stacheln der Kiemendeckel bei den Fischen der Familie *Scorpaenidae*, *Trachinidae* und *Plotosina*).

Diese letzteren Organe nun können den Einzelheiten ihres Baues entsprechend in drei Typen eingeteilt werden.

Die Giftdrüsen aller von mir bis jetzt untersuchten Fische (6—12) (mit Ausnahme von *Plotosus*) stimmten sowohl im Typus ihres Baues wie auch in bezug auf die Stachelstrahlen und deren Epidermis vollständig miteinander überein. Die spindelförmigen Drüsen liegen in glatten Rinnen des Strahles zu zweien in jedem Strahl (Taf. 24 Fig. 10) und sind durch ihr distales Ende mit der Epidermis verbunden. Dies ist der gewöhnliche Typus des Giftapparats, den man als den *Scorpaena*-Typus bezeichnen kann. Er findet sich bei *Scorpaena*, *Synanceia*, *Pelor*, *Pterois*, *Sebastes*, *Sebastodes*, *Sebastiscus*, *Apistus*, *Paracentropogon*, *Trachinus* und *Siganus*.

Im Jahre 1907 beschrieb REED (13) Giftdrüsen bei *Schilbeodes* und *Noturus*. Ihrem mikroskopischen Baue nach entsprechen diese Drüsen vollkommen den analogen Organen von *Trachinus* und sind ebenfalls durch ihr distales Ende mit der Epidermis verbunden. Die Einrichtung des Stachelstrahles der Flosse dagegen unterscheidet sich, wie dies aus der von mir wiedergegebenen Abbildung von REED hervorgeht, von den oben aufgezählten Fischen dadurch, daß der Boden der Strahlenrinne der Länge nach durch einen niederen knöchernen Kiel abgegrenzt ist (Taf. 24 Fig. 11 *st*). Es ist dies der zweite Typus von Giftapparaten, der *Schilbeodes*-Typus.

Die dritte, am meisten abweichende Form endlich, ist von mir in der vorliegenden Arbeit für *Plotosus* beschrieben worden (von der eine vorläufige Mitteilung im April 1913 erschienen ist (12)). Die Giftdrüse selbst, wenn man von ihrer gewundenen plättchenförmigen Gestalt absieht, weicht nach dem Plan ihres mikroskopischen Baues nicht von Drüsen anderer Fische ab und repräsentiert eine kompakte mehrzellige Drüse (Taf. 24 Fig. 12). Allein die Drüse von

*Plotosus* ist mit der Epidermis ihrer ganzen Länge nach durch eine Falte aus nicht differenzierten Epidermiszellen (Taf. 24 Fig. 12 *ep*) verbunden, welche in die Stützzellen des Organes übergehen, und sie liegt außerdem auf der Seitenfläche des sägeartig gezähnelten abgeplatteten Stachelstrahles, der keine Rinnen für die Giftdrüsen besitzt, wie dies etwa bei *Scorpaena* der Fall ist. Die angeführten Unterschiede genügen vollkommen, um den Giftapparat von *Plotosus* als einen selbständigen Typus auszuscheiden (Taf. 25 Fig. 13).

Zum Schlusse möchte ich auch hier Herrn Dr. SHIGEHO TANAKA für die Übersendung des Materiales sowie Herrn Dr. L. BERG für die Bestimmung der *Plotosus*- und *Siganus*-Exemplare meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

St. Petersburg, 20. Januar 1914.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BOTTARD, A., Les poissons venimeux. Contribution à l'Hygiène navale, Paris 1889.
2. COUTIÈRE, H., Poissons venimeux et poissons vénéneux, Paris 1899.
3. KWIETNIEWSKI, E., Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei selachii, Padova 1905.
4. NUSBAUM, J. und W. KULCZYCKI, Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere, in: Anat. Anz., Vol. 28, 1906.
5. OXNER, M., Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 40, 1905.
6. PAWLOWSKY, E., Zur Kenntnis der Giftdrüsen von *Scorpaena porcus* und *Trachinus draco*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 37, 1906, Fasc. 1, No. 7—8.
7. —, Zur Anatomie der Epidermis und ihrer Drüsen bei giftigen Fischen, *ibid.*, Vol. 38, 1907, Fasc. 1.
8. —, Sur les glandes cutanées des poissons venimeux, in: Nachrichten militär-mediz. Akademie St. Petersburg, Vol. 18, 1909 (russisch).
9. —, Ein Beitrag zur Kenntnis der Hautdrüsen (Giftdrüsen) einiger Fische, in: Anat. Anz., Vol. 34, No. 13—14, 1909.
- 9a. —, Zur Frage über die Hautdrüsen (giftige) einiger Fische, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 40, Fasc. 1, 1909.
10. —, Über den Bau der Epidermis von Haut und Lippen bei *Schizothorax intermedius* und *Capoeta heratensis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat., 1911.
- 10a. —, Über den Bau der Hautepidermis und der Lippen bei *Schizothorax intermedius* und *Capoeta heratensis*, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 41, Fasc. 1, 1910.

11. PAWLOWSKY, E., Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen einiger Scorpaeniden, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat., 1911.
  - 11a. —, Zur Frage über den Bau der Giftdrüsen bei den Fischen der Fam. Scorpaenidae, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 41, Fasc. 1, 1910.
  12. —, Sur la structure des glandes à venin des certains poissons et en particulier de celles de *Plotosus*, in: CR. Mém. Soc. Biol. Paris, Vol. 74, 1913.
  13. REED, H. D., The poison glands of *Noturus* and *Schilbeodes*, in: Amer. Natural., Vol. 41, No. 489, 1907.
  14. STEINDACHNER und DÖDERLEIN, Beiträge zur Kenntnis der Fische Japans, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 49, Abth. 1.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>axg</i> axillare Drüse	<i>ep<sub>1</sub></i> eine die Epidermis mit der Gift-
<i>axp</i> die Öffnung der axillaren Drüse	drüse verbindende Epithelfalte
<i>bg</i> Bindegewebe	<i>gd</i> Giftdrüse
<i>dz</i> Drüsenzelle der Giftdrüse	<i>kbz</i> Kolbenzelle
<i>ep</i> Epidermis	<i>st</i> Stachelzelle der Flosse
	<i>stz</i> Stützzelle der Giftdrüse

#### Tafel 23.

Fig. 1. *Paracentropogon rubripinnis*.

Fig. 2. *Apistus evolans*.

Fig. 3. *Pterois lunulata*.

Fig. 4. *Plotosus anguillaris*.

Fig. 1—4. Photographien mit Angabe der Lokalisation von giftigen Drüsen in den Flossen (rote Striche) und der Öffnung der axillaren Drüse bei *Plotosus* (Punkt über der Wurzel der Brustfeder).

#### Tafel 24.

Fig. 5. *Plotosus anguillaris*. Längsschnitt durch die Öffnung der axillaren Drüse (*axp*, *axg*) und Querschnitt durch die Wurzel des Stachelstrahles der Brustflosse (*st*). Eisenhämatoxylin nach WEIGERT, VAN GIESON. ZEISS Obj. a\* Ok. 2.

Fig. 6. *Plotosus anguillaris*. Querschnitt durch die Brustflosse auf der Höhe seines mittleren Drittels. Dieselbe Färbung. ZEISS Obj. AA Ok. 1.

Fig. 7. *Plotosus anguillaris*. Querschnitt durch die Brustflosse bei ihrer Wurzel. Dieselbe Färbung. ZEISS Obj. AA Ok. 1.

Fig. 8. *Plotosus anguillaris*. Eine Hälfte des Querschnittes der Rückenflosse bei ihrem oberen Ende. Dieselbe Färbung. ZEISS Obj. AA Ok. 1.

Auf den Figg. 6—8 sind die Falten der indifferenten epidermalen Zellen ( $ep_1$ ) welche die Epidermis mit der Giftdrüse verbinden, deutlich zu sehen.

Fig. 9. *Plotosus anguillaris*. Verbindungsstelle der Falte der indifferenten epidermalen Zellen ( $ep_1$ ) mit der Giftdrüse ( $gd$ ). Man sieht den Übergang der epidermalen Zellen in die Stützzellen der Giftdrüse ( $stz$ ). Dieselbe Färbung. ZEISS Obj.  $\frac{1}{12}$  Ok. 4.

Fig. 10—12. Schematische Darstellungen der Schnitte durch die Giftstrahlen der Fische.

Fig. 10. Typus *Scorpaena*.

Fig. 11. Typus *Schilbeodes* (nach REED mit einigen Änderungen).

Fig. 12. Typus *Plotosus*.

#### Tafel 25.

Fig. 13. Schematische Darstellung des Giftapparats von *Plotosus*. Der obere Teil des Strahles ist befreit von den weichen Teilen dargestellt. Der Einfachheit wegen ist in den Giftdrüsen nur die eine Reihe der Drüsenzellen gezeichnet ( $dz$ ).

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Augen von *Limulus*.

Von

**Reinhard Demoll**

(Privatdozent und Assistent am Zool. Institut in Gießen).

Mit 14 Abbildungen im Text.

---

Seit einiger Zeit bin ich gemeinsam mit Herrn Prof. VERSLUYS mit einer Untersuchung beschäftigt, die das Ziel hat, Licht auf die Phylogenese von *Limulus* und damit auch auf die der Spinnen zu werfen. Zu dem von mir übernommenen Teil gehört die Bearbeitung der Sinnesorgane. Da ein tieferes Eindringen in dieses Kapitel eine Reihe neuer Tatsachen lieferte, die einerseits ausführlich wiedergegeben werden müssen, um sie als Basis für phylogenetische Betrachtungen verwenden zu können, andererseits aber in dieser Form nicht in die „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie“, wo unsere Untersuchung erscheinen soll, passen, habe ich es vorgezogen, wenigstens den Teil vorwegzunehmen, in dem ausschließlich eigene Untersuchungen in Betracht kommen müssen. Es kann dann in den „Ergebnissen“ auf diese Veröffentlichung hingewiesen werden. Hier werde ich mich aller phylogenetischen Betrachtungen enthalten und lediglich auf die Frage der Homologie eingehen, jedoch auch dies nur soweit, als uns die Tatsachen direkt dazu zwingen.

## Das Facettenauge des *Limulus*.

Die erste eingehende Untersuchung verdanken wir GRENACHER (1879). Später wurden die Augen von *Limulus* nur noch von A. S.



PACKARD (1880), dann von RAY LANKESTER u. BOURNE (1883) und zuletzt von WATASE (1889—1890) nachuntersucht. Da meine eigene Untersuchung fast in allen wesentlichen Punkten abweichende Resultate geliefert hat, verzichte ich darauf, die Ergebnisse der genannten Autoren in extenso wiederzugeben. Ich werde mich in dieser Hinsicht auf das Notwendigste beschränken können.

Die Cornea des Auges, die am Rande kontinuierlich in die Körpercuticula übergeht, läßt schon äußerlich eine Facettierung erkennen. Daß das ganze Auge in eine Chitinkapsel eingeschlossen ist, wie GRENACHER angibt, konnte ich nicht finden. Nach innen springen von der Cornea konische Zapfen vor, die die Linsen der einzelnen Facetten darstellen. An ihrer Bildung beteiligen sich alle 3 Schichten der Cuticula, die innerste jedoch am stärksten. Die Epidermis, die die Cuticula ausscheidet und der auch die Cornea ihre Entstehung verdankt, zieht sich auch im ausgebildeten Auge als ununterbrochene Schicht unter der Cornea hin. Zwischen den einzelnen Facetten behalten die Zellen ihre ursprüngliche Größe, gegen die Spitzen der einzelnen Zapfen (von Linsen kann man hier kaum sprechen) gewinnen sie an Höhe und erreichen schließlich eine Länge, die der der Ommata gleichkommt (Fig. A). Das ganze Omma wird demnach von solchen Zellen durchzogen, und seine Membran, die als postretinale Membran bezeichnet werden könnte, entspricht der Basalmembran der Epidermis. In der Mitte eines jeden Ommas lassen diese Zellen einen Raum frei, der von der rhabdomtragenden Partie der Retinazellen eingenommen wird. Gleich über den Rhabdomen schließen sie jedoch wieder dicht zusammen, so daß die Retina von dem dioptrischen Apparat vollständig durch die distalen Enden der Epidermiszellen getrennt wird. Diese Zone der Epidermiszellen bildet somit einen Glaskörper.

Die lichtrezipierenden Elemente sind von solcher Form und in solcher Weise radiär angeordnet, daß die Retinula eines Ommas einer geschälten Apfelsine gleicht, wie GRENACHER schon recht treffend ausführte. Proximal ziehen sie sich in eine kräftige Nervenfasern aus. Der der Längsachse des Ommas zugekehrte Teil der Zellen trägt einen Stiftchensaum. Die Zahl der Retinulazellen schwankt zwischen 10 und 15, doch mögen dann und wann auch noch höhere oder niederere Werte gefunden werden. Auf Querschnitten läßt sich die Anzahl meist sicher bestimmen (Fig. B). Verfolgt man eine Schnittserie, so erkennt man, daß innerhalb einer Retinula in verschiedener Höhe immer gleichviel Zellen gezählt

werden können. An jeder Zelle hebt sich der rhabdomtragende Teil von dem übrigen Zellkörper schon durch seine feinere Plasma-granulierung ab. Pigment findet sich in diesem Abschnitt nie; doch

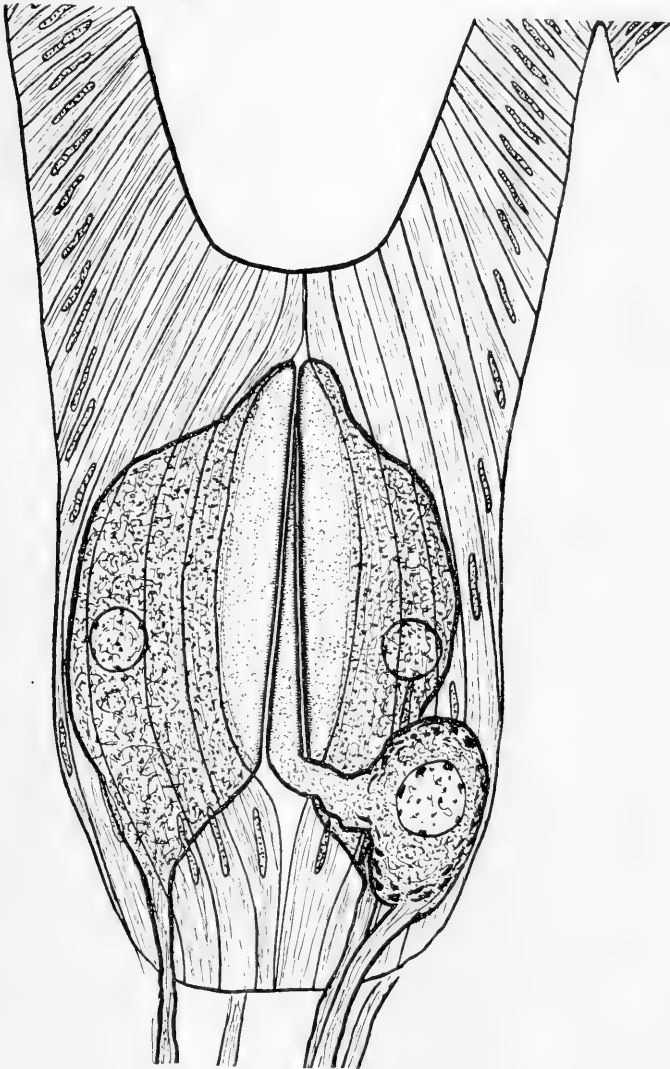


Fig. A.

Etwas schematisierter Längsschnitt durch ein Omma des Facettenauges.

reicht es mit scharfer Grenze bis zu dem Rhabdomende heran (in Fig. 2 sind 3 Zellen mit Pigment gezeichnet).

An den von mir untersuchten Exemplaren — es waren in Alkohol fixierte Tiere aus Amerika, *Limulus polyphemus* — war stets eine Schrumpfung der Retinazellen derart eingetreten, daß die Rhabdomeren sich voneinander ablösten und einen zentralen sternförmigen Hohlraum

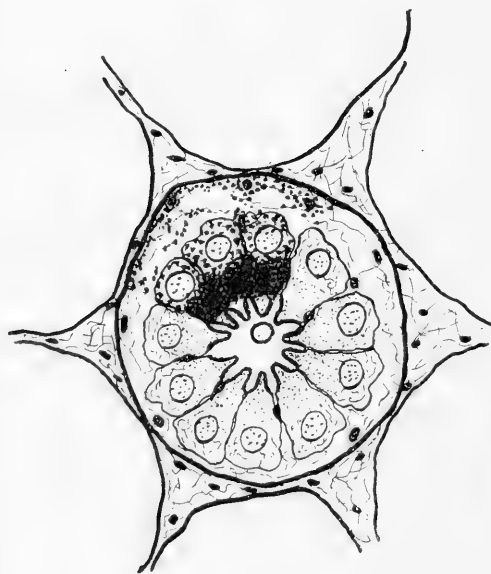


Fig. B.

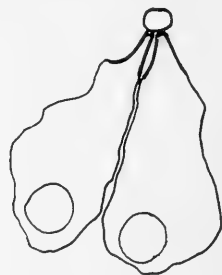


Fig. C.

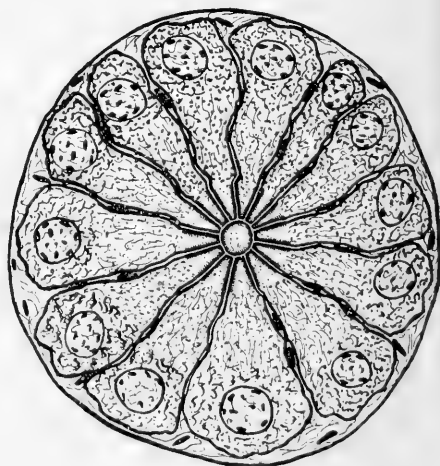


Fig. D.

Fig. B. Querschnitt durch ein Omma des Facettenauges. Die Retinazellen und die diese umhüllenden Bindegewebszellen sind etwas geschrumpft. Das Pigment ist nur in dem oberen Sektor eingetragen.

Fig. C. Erklärung der Figur s. im Text.

Fig. D. Etwas schematisierter Querschnitt durch ein Omma des Facettenauges.

zwischen sich entstehen ließen (Fig. B). Häufig findet man, daß trotz dieser Schrumpfung ein oder mehrere Rhabdome den Konnex mit dem zentralen (gleich zu besprechenden) Rhabdomer bewahrt

haben (Fig. C). Diese Bilder lassen mich annehmen, daß sich die Nachbarrhabdome dicht aneinander anlegen, wie dies in Fig. D angegeben ist. Darin werde ich durch die Angaben von GRENACHER und RAY LANKESTER u. BOURNE bestärkt. Die großen Kerne der Retinulazellen liegen alle auf gleicher Höhe, so daß man auf gut geführten Querschnitten mit demselben Schnitt alle Kerne trifft.

Verfolgt man eine Querschnittserie von dem distalen Ende des Rhabdoms an proximalwärts, so sieht man schon nach wenigen Schnitten in der Mitte des Sternes, der durch das Rhabdom gebildet wird, einen im Querschnitt runden Körper auftauchen, der langsam an Umfang zunimmt, je mehr man sich von der Cornea entfernt. Bevor noch das Ende der Rhabdomere erreicht ist, beginnen 2 benachbarte Rhabdomere auseinander zu weichen und büßen dabei ihren Stiftchensaum ein. Sie gestatten einem armartigen Gebilde den Durchtritt, das die Verbindung des zentralen Rhabdomers mit einem außerhalb der übrigen Retinulazellen gelegenen Zellkörper herstellt. Ein günstiger Längsschnitt zeigt uns die eigentümliche, exzentrisch gelagerte Zelle mit ihrem runden Körper, mit der überaus kräftigen Nervenfasern, mit dem Halsteil und dem daran ansitzenden pfriemenförmigen Rhabdomer (Fig. A). Diese Zelle trägt nie Pigment, auch nicht in ihrem Halsteil. Ihr Körper zeigt eigentümliche peripher eingelagerte Granulationen.

Ob außer den Retinazellen und den Epidermiszellen, die sich zwischen diese eindringen [bis zur Rhabdomzone (Fig. A)] und deren langgestreckte Kerne sich meist im proximalen Teil der Zelle finden, noch Bindegewebszellen an der Bildung eines Ommas teilnehmen, möchte ich nicht unbedingt in Abrede stellen, doch scheint es mir nicht wahrscheinlich. Wohl findet man hie und da einen Kern, der nicht die für die Epidermiszellen typische lange Form besitzt, besonders an der Austrittsstelle der Nervenfasern. Doch wenn auch hier mit den Nerven einige bindegewebige Elemente eindringen, so stellen sie doch sicher keinen wesentlichen Bestandteil des Ommas dar. Die von RAY LANKESTER u. BOURNE beschriebenen zahlreichen Bindegewebszellen sind die zwischen die Retinazellen eingeschobenen Epidermiszellen, deren Lage und Form von diesen Autoren vollständig verkannt wurde.

Ich lasse nun in aller Kürze eine Übersicht über die Befunde von GRENACHER, von RAY LANKESTER u. BOURNE und von WATASE folgen. GRENACHER betont, daß sein Material sich nicht in gutem Zustand befunden. Trotzdem ist er meist dem wahren Sachverhalt

näher gekommen als die beiden späteren Untersucher. Nach ihm umschneiden die Epidermiszellen die Retinula. Die zwischen diese eindringenden Zellen sind ihm entgangen. Nur die über die Rhabdome hervorragende Teile, die wir Glaskörper nannten, hat er beobachtet, hält sie aber für Fortsetzungen der Retinulazellen. Er schreibt darüber: „Der mehr axiale Theil der Segmente der Retinula schien mir noch nach vorn, gegen die konischen Corneavorragungen hin, sich fortzusetzen in Gestalt von zarten, pinselförmig getheilten Fasern. — Sie füllen also die oben erwähnten Lücken, welche die Pigmentzellen hier lassen, wenigstens theilweise aus. Ich muss aber bekennen, daß es mir nicht gelang, den Zusammenhang dieser Fasern mit den Retinulazellen völlig sicher festzustellen“ (p. 129). RAY LANKESTER u. BOURNE gehen hierauf nicht näher ein. Die Retinula berührt nach ihnen nicht direkt die Linse, sondern läßt einen axialen Raum frei, „which is filled neither by the lens nor by the rhabdom“ (p. 202, 1883). Die Zahl der Retinulazellen schätzt GRENACHER auf 14—16, während die beiden anderen Autoren nur 10 angeben.

Das zentrale Rhabdom wurde von GRENACHER richtig gesehen und gezeichnet. Doch da er seinen Zusammenhang mit der exzentrisch gelegenen Zelle sowie diese Zelle selbst übersah, faßt er dieses Gebilde als gemeinsames Produkt aller Rhabdomere auf. RAY LANKESTER u. BOURNE dagegen zeichnen auf einigen Bildern eine etwas exzentrisch gelegene Zelle, ohne aber ihre Form, ihr regelmäßiges Auftreten und den Zusammenhang mit dem zentralen Rhabdomer zu kennen. Sie erwähnen daher auch diese Zelle nicht im Text und fügen sie auch nicht in das Schema ein. Über das Rhabdom schreiben sie: „The rhabdom itself is hollow in its more anterior portion, the constituent rhabdomeres only thoroughly uniting along the common axis in the deeper region of the retinula“ (p. 202). WATASE endlich beschreibt eine Ganglienzelle, die in der Achse des Ommas liegt und distal in einen pyramidenförmigen Fortsatz ausläuft, während proximal die Nervenfaser aus ihr austritt. Diese Ganglienzelle wird nach ihm von den Retinazellen eingeschlossen.

Rudimentäres Facettenauge. PATTEN u. REDENBAUGH schreiben in ihrer *Limulus*-Studie 2, 1900 auf p. 139: „The distal extremity [gemeint ist der Nerv des Facettenauges] breaks up into two small branches and a large one; The large one passes directly to the retina of the lateral eye; the two smaller ones pass farther backward to a pigmented body beneath the retina.“ Es ist dies die einzige Bemerkung, die ich in der Literatur über das unter

dem Facettenauge liegende, von diesem abgespaltene, rückgebildete Auge fand.

Aus der Fig. E ist die Lage dieses Gebildes und sein Umfang im Verhältnis zu den Dimensionen des Facettenauges zu erkennen. Der doppelte Nerv tritt von vorn (auf dem Bilde rechts) an das Facettenauge heran, gibt aber, bevor er sich in kleinere Äste verzweigt, den Nerven an das rudimentäre Auge ab, wie es von PATTEN beschrieben wurde. Dieses stellt einen rundlichen Komplex von Zellen dar, die mit der Epidermis durch einen Zellenstrang in Verbindung stehen. Dieser Strang tritt am hinteren Ende des Facettenauges an die Epidermis heran, und seine Zellen gehen kontinuierlich

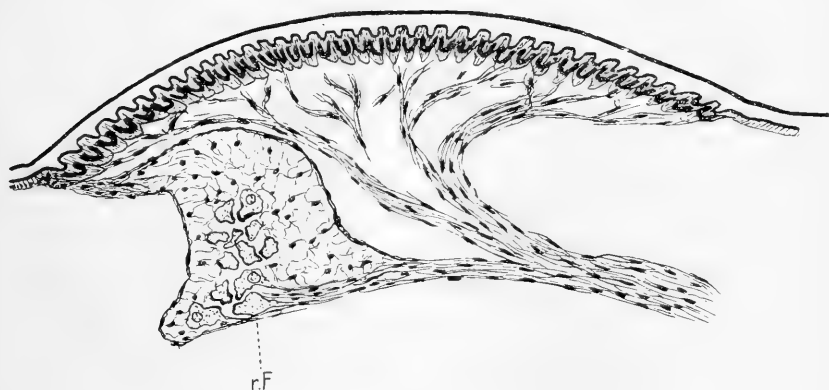


Fig. E.

Facettenauge und darunter (*r. F*) der rudimentäre Teil des Facettenauges. Die Kerne der Füllzellen sind wie das ganze Gewebe des rudimentären Auges etwas geschrumpft.

in die der Epidermis über. Dieser Umstand allein muß uns schon darauf hinweisen, daß das hier in Frage kommende Gebilde ursprünglich mit der Epidermis in Verbindung gestanden hat. Und da diese in die Tiefe versenkten Epidermiszellen, die den erwähnten Zellenstrang bilden, auch das ganze rudimentäre Gebilde einhüllen, ohne aber in größerer Zahl in das Innere desselben einzudringen, so müssen wir dieser Tatsache weiter entnehmen, daß das Organ ehemals nicht nur in Kontakt mit der Epidermis gestanden, sondern daß es vollständig in dieser gelegen haben muß.

Kann schon nach den bis jetzt gegebenen Daten kaum mehr ein Zweifel bestehen, daß es sich hier um einen rudimentär ge-

wordenen und in die Tiefe versenkten Teil des Facettenauges handelt, so wird diese Annahme zur Gewißheit, wenn wir die Zellen, die dieses Organ bilden, näher kennen lernen werden. Die Nerven spalten sich im Innern des Organs in einzelne Fasern von beträchtlicher Dicke auf und endigen in Zellen, die sich durch den großen Kern, das dichte Plasma und besonders durch Bildung von Rhabdomeren am freien Rand als Sehzellen legitimieren (Fig. F). An den Rhabdomeren lassen sich Stiftchensäume oft deutlicher erkennen als an denen des Facettenauges. Die Zahl dieser Zellen

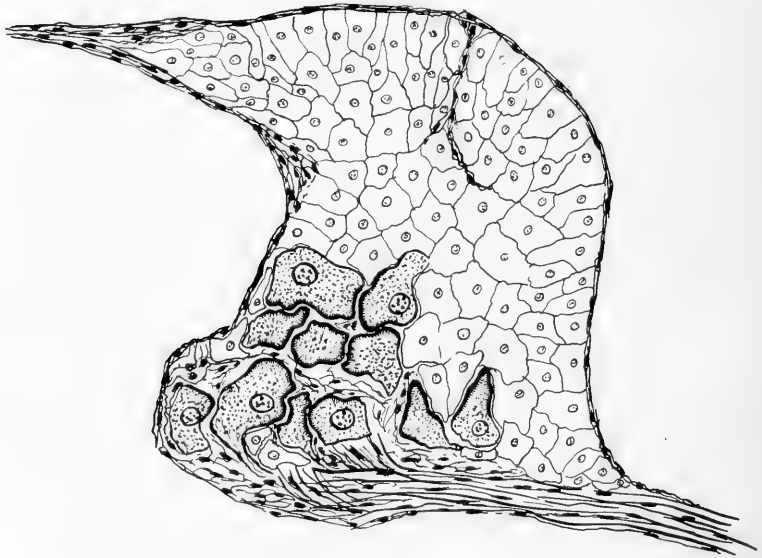


Fig. F.

Der rudimentäre Teil des Facettenauges.

ist gering gegenüber der der Füllzellen. Ihre Anordnung verrät häufig noch ihre ehemalige Gruppierung zu Retinulae. Zwischen ihnen liegen in geringer Anzahl kleinkernige Zellen, die meist in Kontakt mit der äußeren Hülle stehen und daher wie die Zellen der Hülle als Epidermiszellen aufzufassen sind. An der Stelle, wo der Nerv eintritt, mögen auch hier einige Bindegewebszellen beigemengt sein, die jedoch ebensowenig wie in dem Facettenauge eine wesentliche Rolle spielen.

Die Hauptmasse des ganzen Organs wird von etwas schwammig aussehenden Zellen gebildet, deren Kerne sich durch ihre Chromatinarmut auszeichnen (an geschrumpften Kernen, wie ich sie auf der der Fig. E zugrunde gelegten Schnittserie traf, läßt sich dies natürlich nicht erkennen). Nur wenige von ihnen schieben sich zwischen die Retinazellen. Alle sind sie dicht erfüllt von einem Pigment, das sehr viel weniger resistent gegen Salpetersäure ist als das braune Pigment, das wir schon in dem Facettenauge gefunden haben. In durchfallendem Licht ist es schmutzig grau, in auffallendem Licht leuchtet es stark mit einer schönen, hellblauen Farbe. Wenn es sich hier um ein funktionierendes Auge handelte, würde man es besser als Tapetum bezeichnen. Für den späteren Vergleich des Facettenauges mit dem Linsenauge von *Limulus* ist es wichtig, zu beachten, daß ein Derivat des Facettenauges diese Füllzellen, eine durch den Kern, das Plasma und das eingeschlossene Pigment gut charakterisierte Zellart, enthält. Wir werden sie in dem Linsenauge und seinen Derivaten wiederfinden.

Die Ursache der Rudimentation eines Bezirkes des Facettenauges darf man wohl in der fortschreitenden Anpassung an die Lebensweise im Sand vermuten, die darin besteht, daß die Cornea immer weniger nach außen vorspringt, ohne daß dadurch das Gesichtsfeld des Auges eingeschränkt wurde. Von den Vorfahren von *Limulus* sind einige in größerer Anzahl in verschiedenen Altersstufen gefunden worden, so daß man an der Hand dieses Materials die Ontogenese dieser ausgestorbenen Formen in einigen Punkten verfolgen kann. Bei *Stylonurus myops* stellten CLARKE u. RUEDEMANN fest, daß bei jungen Tieren die Facettenaugen stärker hervorspringen als bei den erwachsenen, und sie betonen, daß dies ein allgemeiner Charakterzug der Ontogenese dieser Formen (der Eurypteriden) sei. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei dieser Formänderung im Laufe der Ontogenese periphere Bezirke rudimentär werden.

Die Lage dieser Organe ändert sich etwas im Verlaufe der Ontogenese, und zwar gilt dies nicht nur für *Limulus*, sondern auch für die Eurypteriden. Beidemale liegen sie bei den Larvenformen dem Vorderrand des Cephalothorax näher. Bei *Eurypterus nanilarwa* bleiben die Ocellen dauernd in dieser Lage (CLARKE u. RUEDEMANN). Auch der bei *Limulus* von vorn—unten an das Auge herantretende Nerv kann uns in der Annahme bestärken, daß das Linsenauge von *Limulus* ehemals nahe dem vorderen Rande der



Cephalothorax gelegen ist. Dies wollen wir festhalten, bevor wir zur Anatomie des Auges übergehen.

### Linsenauge von *Limulus*.

Nur einmal hat dieses Organ eine eingehendere Untersuchung erfahren. Im Jahre 1883 erschien die schon oben erwähnte Arbeit von RAY LANKESTER u. BOURNE. Ihre Ergebnisse haben mit den meinigen weiter nichts gemeinsam als die Feststellung, daß die Retinazellen in Gruppen angeordnet sind. In allen übrigen Punkten weichen meine Befunde von denen jener Autoren ab. Zum Teil handelt es sich um Dinge, die von ihnen übersehen wurden, die aber für die Auffassung dieses Organs maßgebend sind. Zum Teil entspricht ihre Darstellung einer Untersuchung an sehr schlecht fixiertem Material. Ich glaube daher nicht weiter auf diese Arbeiten eingehen zu müssen und mich lediglich an meine eigenen Ergebnisse halten zu dürfen.

Fig. G gibt eine Übersicht über den Bau des ganzen Auges. An der Linse fällt auf, daß sie gegen die Cuticula stark eingeschnürt ist, so daß man vermuten könnte, daß ihre Weiterentwicklung schließlich zu ihrer Loslösung von der Körpercuticula führt. Wir werden sehen, daß dies nicht unwesentlich ist. Die punktierten Partien geben an, wie weit sich die Linse bei Färbung mit Wasserblau-Pikrinsäure blau färbt. Es läßt dies eine mehr plasmatische, weiche Konsistenz vermuten. Es verdient Erwähnung, daß diese Zone an dem Hals der Linse, d. h. da wo sie an der Cuticula fest sitzt, sehr weit einschneidet. Dies weist von neuem auf die Tendenz hin, eine freie Linse entstehen zu lassen.

Die Epidermis geht kontinuierlich in den Glaskörper über, dessen Zellen in der mittleren Zone die größte Länge erreichen. Ab und zu findet man einige Pigmentkörnchen in Glaskörperzellen eingestreut (Fig. G).

Überraschend war für mich die Feststellung, daß in der Nähe der Linse von der Epidermis zwei Zellenstränge in die Tiefe dringen, die sich deutlich aus Epidermiszellen zusammensetzen. Beide stellen sich natürlich auf einem Schnitt nur als Strang dar und sind in Wirklichkeit Gewebsplatten, von denen die eine sich zwischen Glaskörper und Retinazellen einschiebt, die andere eine postretinale Membran zelliger Natur bildet.

Beide Schichten sind durch mehrere, meist senkrecht verlaufende

Brücken miteinander verbunden, die von denselben Zellen wie die Schichten selbst gebildet werden. Auf diese Weise wird die ganze Retina in einzelne Bezirke eingeteilt, die insofern einen untergeordneten Eindruck machen, als sie verschieden groß sind und in sich eine verschiedene Anzahl von Retinazellgruppen (= Retinulae) einschließen. Meist findet man in einem solchen Bezirk eine größere, gut geordnete Retinula und daneben noch eine oder mehrere

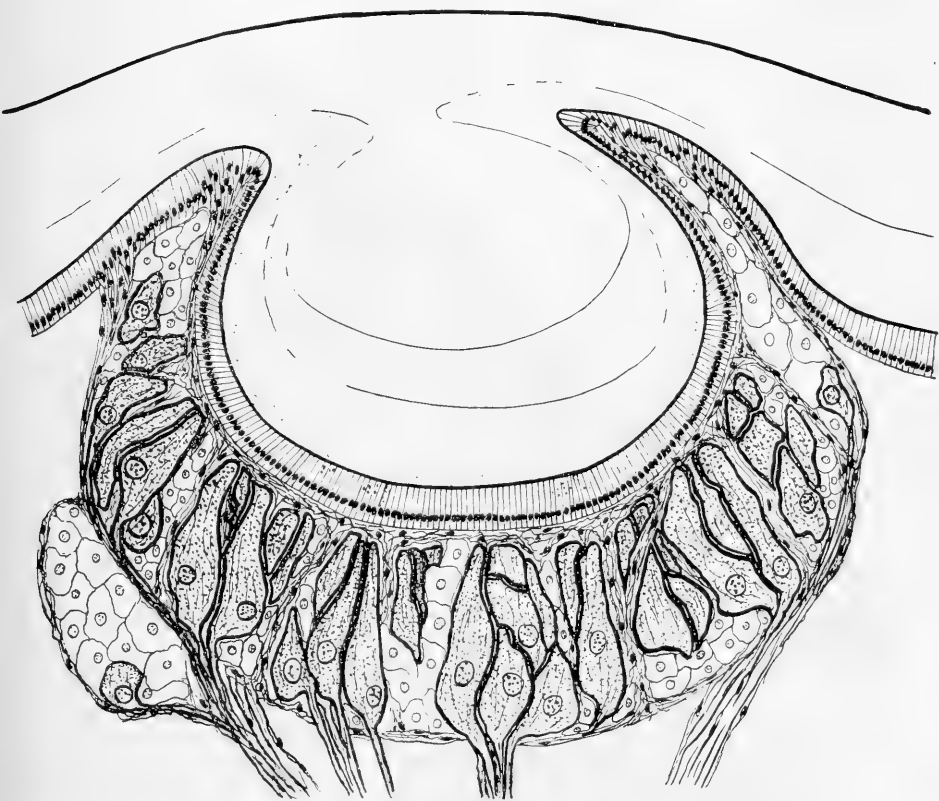


Fig. G.

Linsenauge von *Limulus*.

kleinere, die aus wenigen Zellen bestehen, deren Verband ein lockrerer ist als bei den zellenreichen Retinulae (Fig. G u. H). Je mehr man sich von den zentralen Partien des Auges entfernt, um so willkürlicher erscheint die Anordnung der Retinaelemente.

Eine größere Retinula besteht aus etwa 6–8 Zellen (Fig. H),

die sich basal direkt in kräftige Nervenfasern fortsetzen. In ihrem ganzen Habitus, der Größe der Kerne, Beschaffenheit des Plasmas, Ausdehnung und Struktur der Stiftchensäume (soweit diese zu erkennen sind) gleichen sie vollständig den Retinazellen des Facettenauges. Auch die Verteilung des braunen Pigments im Zellkörper stimmt vollständig mit dem überein, was wir dort fanden, so daß hierauf nicht näher eingegangen zu werden braucht. Nur sei noch erwähnt, daß ich eine Reihe Macerationspräparate anfertigte, um zu entscheiden, ob der Nerv direkt in den Zellkörper eintritt oder ob

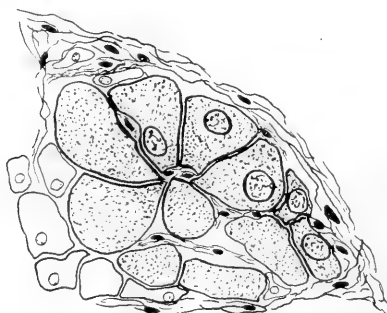


Fig. H.



Fig. K.

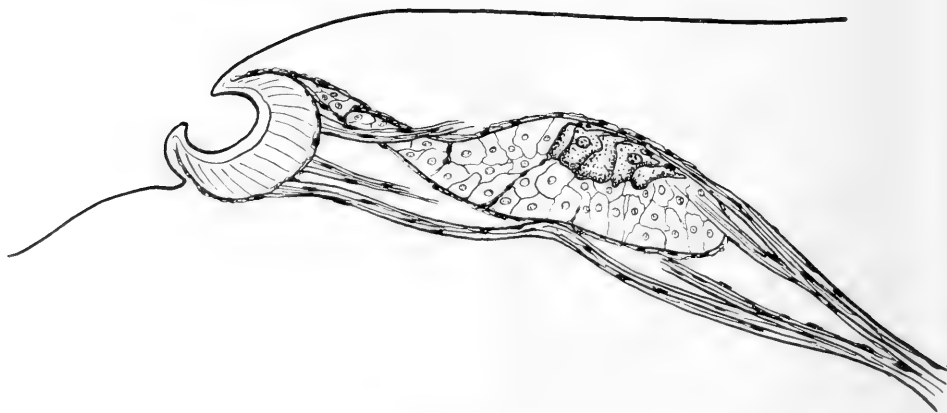


Fig. J.

Fig. H. Linsenauge. Querschnitt durch eine größere Retinula, der zwei kleinere anliegen.

Fig. J. Linsenauge und rudimentäres Linsenauge.

Fig. K. Querschnitt durch die Nerven des Linsenauges (unten) und durch das in die Nervengabel eingelagerte rudimentäre Linsenauge.

dies ev. nur dadurch vorgetäuscht wird, daß sich die Nervenfasern dicht an der Zelle entlang schiebt, um erst an dem dem Glaskörper zugekehrten Ende einzutreten. An diese Möglichkeit mußte um so eher gedacht werden, als die neueste Untersuchung des Scorpion- Auges, die im hiesigen Institut von SCHEURING ausgeführt wurde, ergeben hat, daß im Hauptauge der Scorpione die Verhältnisse tatsächlich derartig liegen. Alle meine Bemühungen in dieser Richtung mußten mich jedoch in der Ansicht bestärken, daß bei *Limulus* ähnliches nicht der Fall ist, sondern das hier der Nerv direkt in die Zelle eintritt. Eine erneute Durchsicht der Präparate führte mir auch mehrere Stellen unter die Augen, die an eine andere Möglichkeit des Nervenintrittes nicht denken lassen.

Zwischen die Zellen einer Retinula schieben sich in wechselnder Menge Zellen, die der postretinalen oder präretinalen epidermoidalen Gewebsplatte entstammen (Fig. G).

Zu diesen zwei Zellenarten, die wir bisher in der Retina kennen lernten, gesellt sich noch eine dritte Art, die uns von dem rudimentären Teil des Facettenauges her bekannt ist. Wir haben sie dort als Füllzellen bezeichnet, und sie verdienen auch hier diesen Namen, wenn man sie nicht Tapetumzellen nennen will. Auch hier sind sie durch ihr schwammiges Aussehen, ihren chromatinarmen Kern und durch das graue, in auffallendem Licht schön hellblau leuchtende Tapetum unverkennbar charakterisiert. Auch hier werden sie wohl als modifizierte Bindegewebszellen aufzufassen sein. Ihre Verteilung zwischen und hinter den Retinazellen (in seltenen Fällen auch seitlich vor diesen) ersieht man aus der Fig. G. Eine Reihe Präparate hatte ich mit Eisenhämatoxylin nach HANSEN und dann mit Wasserblau-Pikrinsäure gefärbt. Auf diesen treten die rein blau gefärbten Füllzellen sehr schön zwischen den grünblau gefärbten Retina- und den epidermoidalen Zellen hervor.

In den Randpartien des Auges häufen sich die Füllzellen immer mehr (Fig. G), bis schließlich die Retinazellen ganz verschwinden. Die Randpartien sind also funktionsunfähig. Da sie aber dennoch angelegt werden, so ist zu vermuten, daß ursprünglich die Retina sich weiter nach den Seiten hin ausgedehnt hat. Dies stimmt überein mit der oben aufgeworfenen Vermutung, daß die Linse auf dem Wege ist, sich immer mehr von der Cuticula abzulösen. Denn je weiter dieser Prozeß fortschreitet, um so mehr werden die peripheren Retinabezirke dem Äquator der Linse nahe gerückt und damit funktionsunfähig werden müssen. Es ist ohne weiteres ver-

ständig, daß die ganze Partie, die sich in Fig. G schon über den Linsenäquator hinausgeschoben hat, an der Bildreception nicht mehr teilnehmen kann, und es ist weiter leicht erkennbar, daß diese Bezirke in ihre unvorteilhafte Lage dadurch kommen mußten, daß sich die Linse mehr und mehr gegen die Retina vorschob.

Diese schon mehr oder weniger rudimentierten (d. h. hier: arm an Retinazellen) Bezirke werden in einzelnen Portionen losgelöst und wandern dem Nerven entlang in die Tiefe. Fast immer findet man solche Zellenkomplexe auf der Wanderung (Fig. G links). Sie zeigen alle schon den Bau, den auch der Sammelort dieser einzeln abgelösten Retinateile aufweist und den wir nun zu besprechen haben.

Der Nerv tritt in mehreren Strängen aus dem Linsenauge aus (Fig. J) und nähert sich, während er in die Tiefe tritt, der Medianebene. Bis zu der Vereinigung des rechten und linken Nerven bleiben die einzelnen Bündel getrennt (Fig. K). In der Gabel, die von den beiderseitigen Nerven gebildet wird, liegt, meist etwas nach der einen Seite gerückt, der Sammelort der rudimentierten von den beiden Augen abgespaltenen Retinabezirke. Die Anzahl der Nervenstränge, die in kurzem Verlauf von der Aufteilungsstelle des einheitlichen Nerven zu diesem Organ führen, ist verschieden.

Auf geeigneten Längsschnitten erkennt man, daß auch hier meist der Kontakt mit dem Auge gewahrt bleibt (Fig. J). Der feinere Aufbau entspricht vollkommen dem des rudimentären Facettenauges, und wenn wir es mit dem Linsenauge vergleichen wollen, aus dem es hervorgegangen, so muß gesagt werden, daß alle Elemente, die im Linsenauge vorkommen, sich auch hier wiederfinden. Die Hülle geht aus der postretinalen, epidermoidalen Schicht des Auges direkt hervor (Fig. J). Sie schiebt kulissenartige Stränge in das Innere des Organs vor. Nicht immer findet man eine mediane Scheidewand, die das Organ in eine rechte und linke Hälfte teilt. Die Retinazellen sind spärlich vorhanden. Die Nervenfasern, die von ihnen ausgehen, lassen nicht vermuten, daß sie funktionsunfähig sein müssen. Die Stiftchensäume sind meist besser zu erkennen als bei den Retinazellen des Auges. Es macht den Eindruck, als ob eine Lockerung des straffen Gefüges der Stiftchen hier bereits eingetreten ist und daß aus diesem Grunde die einzelnen Stiftchen leichter zu unterscheiden sind.

Die Hauptmasse des Organs wird von den Füllzellen gebildet, die in bezug auf Form, Struktur und Pigmentierung vollkommen

mit den Füllzellen des Linsenauges und mit denen des rudimentären Facettenauges übereinstimmen.

Der Bau des Linsenauges und der des Facettenauges und seines Rudiments fordert zu einem Vergleich dieser beiden Organe heraus. Man hat bis jetzt nie daran gedacht, daß diese beiden Augen in irgendeiner näheren Beziehung miteinander stehen könnten. Ich selbst hatte auch nicht diese Möglichkeit erwogen, und erst als sich im Verlauf der Untersuchung immer von neuem Gemeinsames beider Organe ergab, konnte ich mich dazu entschließen, eine nahe Verwandtschaft beider ernstlich in Erwägung zu ziehen.

Charakteristisch ist für das Facettenauge, daß es vollständig innerhalb der Epidermis liegt, derart, daß die Zellen der Epidermis die Retinulae umscheiden und außerdem noch zwischen diese eindringen. Ähnliches gilt für das Linsenauge. Bei keinem Tier kennen wir ein Auge, das einen epidermoidalen Glaskörper hat und bei dem außerdem die Retina allseits von einer Gewebsschicht umhüllt wird, die sich aus in die Tiefe versenkten Epidermiszellen zusammensetzt. Versuchen wir uns die Entstehung dieser eigentümlichen Verhältnisse zu erklären, so müssen wir annehmen, daß ursprünglich die Retina ganz in den Verband der Epidermiszellen aufgenommen war, so wie wir es jetzt noch bei dem Facettenauge finden. Nehmen wir ein einzelnes Omma dieses Auges und stellen uns vor, daß sich die mittleren Epidermiszellen, d. h. diejenigen, die zwischen den Sinneszellen sich hindurchschieben, verkürzen und daß nur noch dasjenige Ende von ihnen erhalten bleibt, das distal über die Retinula hinausragt und das wir oben seiner Funktion wegen als Glaskörper bezeichnet haben, so würde auf diese Weise ein frei über die Retinula hinwegziehender Glaskörper entstanden sein. Die seitliche Umhüllung der Retina durch Epidermiszellen bleibt bestehen; sie ändert sich nur insofern, als mit der Größenzunahme des Auges die Länge der Epidermiszellen nicht mehr genügt, um den Augenbecher zu umfassen. Es müssen sich mehrere hintereinander schieben und so aus dem geschlossenen Gefüge der Epidermis heraustreten. Auf diese Weise muß wohl die Entwicklung des Linsenauges erfolgt sein. Damit soll nicht gesagt sein, daß es eine Abspaltung des Facettenauges darstellt. Aber daß es ein Stadium durchlaufen hat, das dem entspricht, auf welchem das einzelne Omma des Facettenauges jetzt steht, scheint mir notwendig aus dem Bau dieses Organs hervorzugehen.

Die Retinazellen beider Augentypen stimmen in Form, Struktur

und Art der Innervierung vollständig miteinander überein. Der Umstand, daß auch in dem Linsenauge der Nerv direkt in den kerntragenden Teil der Zelle eintritt, gewinnt besondere Bedeutung insofern, als damit jede Brücke, die zu dem Hauptauge der Scorpione führen könnte, abgebrochen wird. Denn dort tritt der Nerv an das proximale Ende des Rhabdoms heran, während der Kern, wie SCHEURING nachgewiesen hat, im (ursprünglich distalen, also im) freien Ende der Retinazelle liegt.

Die Tapetumzellen des Linsenauges sucht man zwar in dem Facettenauge selbst vergeblich. Doch finden sich vollkommen identische Zellen in dem rudimentierten Teil des Facettenauges. Es ist seltsam, daß diese Zellengattung nicht auch in dem Facettenauge selbst vorkommt, und es läßt sich dies entwicklungsgeschichtlich wohl nur durch die Annahme erklären, daß sie früher als Tapetum auch den Ommen des Facettenauges zukamen. Bei dem einfachen Bau derselben müßte man allerdings vermuten, daß diese zu Tapetumzellen umgewandelten Bindegewebszellen hinter der Retina lagen, ohne mit dieser in engeren Konnex zu treten. Wie dem auch sei, für uns ist es wichtig, daß diese Zellenart in einem Organ vorkommt, das sich von dem Facettenauge abgespalten hat und mit diesem noch in direktem Konnex steht. Es muß dies von neuem für uns ein Fingerzeig sein, daß diese beiden Augentypen einen gemeinsamen Ursprung haben.

Es kann nicht daran gedacht werden, daß das Linsenauge als eine Abspaltung des Facettenauges anzusehen ist. Auch hier wird es sich nur darum handeln, daß ursprünglich eine größere Anzahl einzelner Augen vorhanden waren, von denen (bei Milieuwechsel) ein Teil sich zu einem Facettenauge zusammenschloß, andere aber ihren Charakter als Einzelaugen bewahrten. Wir wollen an dieser Stelle noch nicht weiter auf diese Frage eingehen. Sie wird uns in der anderen Untersuchung beschäftigen müssen, wenn wir zu prüfen haben, ob eine Ableitung der Gigantostroken von diesen oder jenen Formen denkbar ist. Wir werden uns dann daran zu erinnern haben, daß wir hier zu dem Resultat kamen, daß der Bau des Facettenauges und der des Linsenauges von *Limulus* auf einen gemeinsamen Ursprung hinweist und daß als Ausgangsform wohl nur eine Gruppe einzelner Augen in Betracht kommen kann.

Wenn uns das Vorkommen rudimentierter Sinnesorgane daran gemahnen muß, daß die betreffende Tiergruppe ehemals unter anderen Bedingungen gelebt hat, so müßten uns die zahlreichen rudimentären

Augen von *Limulus* schon allein seine Abstammung von Wassertieren als zum mindesten unerwartet erscheinen lassen. Denn die aufgezählten Abspaltungen des Facettenauges und des Linsenauges sind nicht die zwei einzigen Gebilde dieser Art. PATTEN erwähnt (1894 p. 23) noch ein Paar rudimentärer Augen, die vor der Operlippe an der Unterseite des Körpers liegen. Zu jedem zieht ein Nerv, der zentripetal in ein Ganglion des Nerven des Facettenauges einstrahlt.

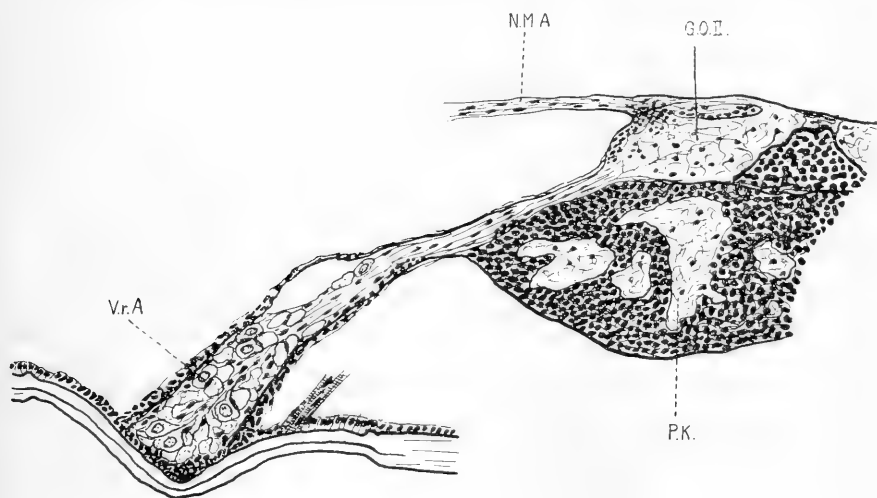


Fig. L.

Sagittalschnitt durch das Gehirn und durch eines der beiden ventralen rudimentären Augen (V. r. A). N. M. A. Nerv des Linsenauges. G. O. II zweites Ganglion opt., das dem Nerven des Facettenauges zugehört. P. K. pilzhutförmiger Körper.

Das rudimentäre Gebilde selbst wird von unregelmäßig gelagerten Zellen gebildet, die sich durch die Bildung von Rhabdomen als ehemalige Retinazellen dokumentieren. Ich kann die Beobachtungen von PATTEN in den wesentlichen Punkten bestätigen und gebe nun meine eigenen Befunde.

Fig. L gibt einen Sagittalschnitt durch das Gehirn im Zusammenhang mit einem der beiden ventralen rudimentären Augen. An der Stelle, wo das Auge der Cuticula anliegt, ist diese dünner, etwas vorgewölbt und mit Plasmafarben stärker tingierbar, vermutlich weil sie hier lockerer gefügt ist. Das Auge besteht in der Hauptsache aus großen Zellen, die sich zu verschiedenen großen Gruppen zusammen geschlossen haben. Dazwischen drängen sich kleinere



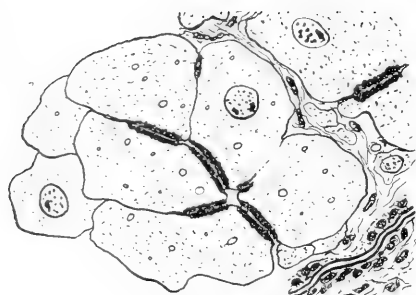


Fig. M.

Fig. M. Querschnitt durch eine Retinula des ventralen rudimentären Auges.

Fig. N. Sagittalschnitt durch das Gehirn, um den Verlauf des Nerven des Linsenauges (*N.M.A.*) und des ventralen, rudimentären Auges *N.v.r.A.* zu zeigen. *O.G.III* drittes Ganglion opt., dem Nerv des Facettenauges zugehörend. Über *G.O.* s. Text.

Fig. O. Optischer Frontalschnitt durch das Gehirn, von oben gesehen. *N.M.A.* die Nerven der beiden Linsenaugen. *N.v.r.A.* Nerv des ventralen rudimentären Auges. *O.G.III* drittes Ganglion opt. Zu beiden

Seiten strahlt von vorn der Nerv des Facettenauges ein.

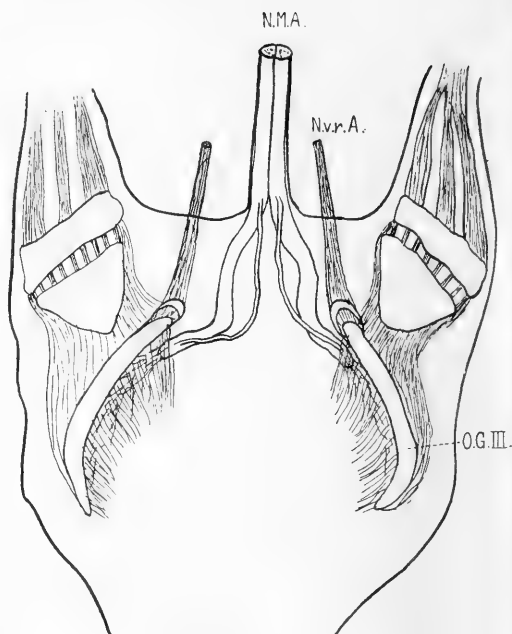


Fig. O.

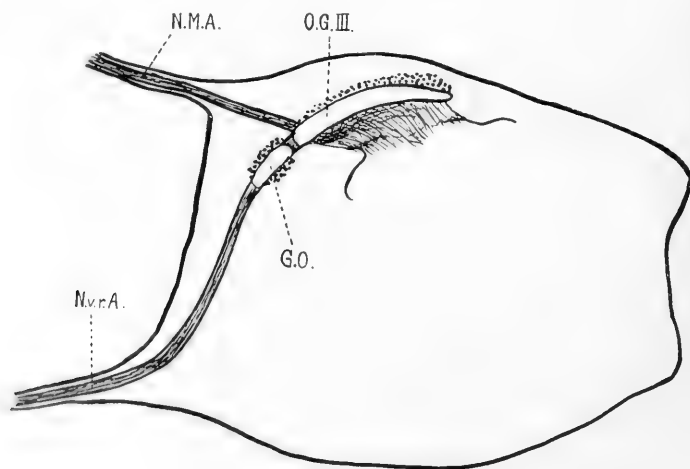


Fig. N.

Zellen, die den Charakter von Bindegewebezellen tragen, die dennoch aber — wenigstens zum größten Teil — Derivate der Epidermis darstellen. Diese zieht nämlich nicht in geschlossenem Zuge unter der Cuticula hin, sondern es schichten sich ihre Zellen im Bereiche dieses Auges zu mehreren hintereinander, schieben sich tief zwischen die Retinazellen ein und gewinnen hierbei ganz den Charakter von Bindegewebszellen. Wir erinnern an das durchaus ähnliche Verhalten der Epidermis bei dem Facetten- und dem Linsenauge.

Die Retinazellen stehen mit einer Nervenfaser in Verbindung. Wenigstens läßt sich dies in jedem Präparat für einige dieser Zellen feststellen. Die Rhabdome werden nur da ausgeschieden, wo zwei Zellen sich einander anlagern. Eine Zusammensetzung aus Stiftchen konnte ich nicht beobachten. Doch verläuft ihre Kontur nicht glatt, sondern so, wie ich es versucht habe in der Fig. M darzustellen. Es mag sich hier wohl um einen rudimentären Stiftchensaum handeln.

Der Verlauf des Nerven im Gehirn wird aus dem Sagittalschnitt (Fig. N) und dem Frontalschnitt (Fig. O) deutlich. Beide stellen optische Schnitte dar. Das Gehirn ist nur durch Umrißlinien angegeben. In Fig. O sehen wir seitlich den kräftigen Nerven des Facettenauges einstrahlen, der sich in drei Bündel spaltet, bevor er in das erste optische Ganglion eintritt. Dieses ist durch zahlreiche Faserzüge mit dem zweiten Ganglion verbunden. Ein Teil der Fasern umgeht das zweite Ganglion und zieht an diesem vorbei direkt zu dem dritten flach ausgebreiteten Ganglion (*O. G. III*).

Der Nerv des ventralen rudimentären Auges tritt ventral in das Gehirn ein (Fig. N u. O *N. v. r. A.*), zieht steil nach oben direkt auf das dritte Ganglion opticum zu. Bevor er jedoch dieses erreicht, ist in seinen Verlauf ein kleines Ganglion eingeschaltet (in Fig. N mit *G O.* bezeichnet), das die Vermutung wach ruft, daß es sich hier um eine Abspaltung des Ganglion III handelt.

Wir schließen hier die Besprechung des Verlaufs der Nerven der Median- oder Linsenaugen an. In der Fig. O sehen wir die beiderseitigen Nerven zu einem Stamm vereinigt in das Gehirn einziehen (*N. M. A.*). In dem Augenblick aber, in dem sie das Gehirn erreichen, spalten sie sich wieder auf, und zwar einmal in einen rechten und einen linken Ast; außerdem aber gibt jeder dieser beiden Äste einen kleinen Zweig ab, der sich zunächst etwas mehr dorsal hält, später aber sich wieder mit dem Hauptstamm vereinigt. Der vereinigte Nerv löst sich medial von dem Ganglion opticum III in

einzelne Fasern auf, die sich bald unter den aus dem Ganglion ausstrahlenden Fasern verlieren.<sup>1)</sup>

1) Es sei darauf hingewiesen, daß die Beziehungen der Nerven der Facettenaugen mit denen der Linsenaugen außerordentlich an die Beziehungen erinnern, die zwischen dem Nerven des Facettenauges und des Ommas bei Insecten bestehen (DEMOLL u. SCHEURING, 1912). Dies veranlaßte mich, die Sehfelder der beiden Augenarten von *Limulus* zu bestimmen. Ich gebe hier die Resultate der Messungen. Da ich nur tote Tiere zum Spiegeln zur Verfügung hatte, so muß man wohl eine Fehlergrenze von etwa  $10^0$  annehmen. Die Art und Weise der Messungen kann hier nicht erläutert werden; ich verweise auf die zitierte Arbeit.

### Spiegelung I

des Facettenauges	des Linsenauges
Sehfeld von $-42^0$ bis $105^0$	Sehfeld von $+5^0$ bis $125^0$ (bei $125^0$ verschwindet das Auge hinter dem Horn des Facettenauges)
Mittlere Blicklinie bei	
$60^0$	$60^0$

### Spiegelung II

Sehfeld von $-12^0$ bis $143^0$	Sehfeld von $+18^0$ bis $110^0$
Mittlere Blicklinie bei	
$65^0$	$64^0$

### Spiegelung III

Facettenauge taucht bei $65^0$ über dem Schalenrand auf und verschwindet bei $273^0$	von $145^0$ ab wird die Cornea und der Pigmentring sichtbar und verschwindet wieder bei $235^0$ . Das Sehfeld der Augen reicht nie bis zur Mitte
Mittlere Blicklinie bei	
$170^0$	$190^0$

Es ist hier nicht der Ort, näher auf die Resultate einzugehen. Es sei nur darauf hingewiesen, daß sie alle Forderungen erfüllen, die an die gegenseitigen Beziehungen der Sehfelder beider Augentypen gestellt werden müssen, wenn die in der zitierten Arbeit aufgestellte Hypothese über die Funktion des Insecten-Ommas zurecht besteht. Daraus geht aber hervor, daß das Facettenauge und das Linsenauge bei *Limulus* in derselben Weise

Kehren wir zurück zu dem ventralen rudimentären Auge. Seine Bezeichnung als rudimentäres Auge ist gerechtfertigt dadurch, daß die Cuticula über dieses Gebilde in veränderter Form hinzieht. Sie ist ferner hier durchsichtiger, so daß die Stelle am ganzen Tier schon ohne Lupe als weißgelber Bezirk auffällt. Sie ist ferner gerechtfertigt durch das Vorhandensein von Zellen, die in eine Nervenfaserausläufer auslaufen und rhabdomähnliche Bildungen zeigen; und schließlich ist sie gerechtfertigt durch den Verlauf des Nerven im Gehirn.

Über die ehemalige Organisation dieses Gebildes läßt sich natürlich nichts mehr aussagen. Doch macht es das Verhalten der Epidermis wahrscheinlich, daß es sich hier um Augen gehandelt hat, die denselben Ursprung hatten wie auch das Linsenauge und die Ommen des Facettenauges. Denn das vollständige Einbeziehen der ganzen Retina in die Epidermis ist etwas für die beiden letztgenannten Organe so charakteristisches, daß das Verhalten der Epidermis bei diesem rudimentären Auge sofort den Verdacht erregen muß, daß hier früher eine ähnliche Bildung vorlag. Der enge Konnex des Nerven mit dem des Facettenauges darf in diesem Zusammenhang nochmals betont werden. Von diesem Gesichtspunkt aus kann auch das kleine Ganglion, das diesem Nerven eingelagert ist, eine andere Deutung erfahren. Es scheint danach nicht ausgeschlossen, daß es nicht eine Abspaltung des Ganglion III darstellt, sondern es entspricht vielleicht dem Ganglion I und II des Nerven des Facettenauges. Mit der Abtrennung des Auges von dem Komplex, der sich zu dem Facettenauge zusammenschloß, und mit seiner Verlagerung in einen anderen Körperbezirk ging eine allmähliche Aufspaltung des ursprünglich gemeinsamen Nerven Hand in Hand. Die Spaltung griff schließlich auch auf das erste und zweite Ganglion über und macht zurzeit vor dem dritten halt.

Doch wie dem auch sei, wir wollen festhalten, daß das paarige ventrale rudimentäre Auge aller Wahrscheinlichkeit nach denselben Ursprung hatte wie die beiden nicht rudimentären Augentypen.

---

zusammenarbeiten wie die beiden Augentypen der Insecten. Dieser neue Funktionsmodus hat sich am weitesten ausgebildet bei *Limulus polyphemus*. Auf diese Art beziehen sich die oben angegebenen Messungen. Bei *Limulus rotundicauda* L. ist, den Messungen nach zu schließen, das Zusammenarbeiten beider Augenarten noch kein so vollendetes wie bei *L. polyphemus*, wenn auch nicht gezweifelt werden kann, daß auch hier schon dieselbe Funktionsweise vorliegt.

Die hier gewonnenen Tatsachen können wir in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Das Facettenauge und das Linsenauge von *Limulus* sowie das ventrale rudimentäre Auge entstammen derselben Wurzel. Vermutlich durch Milieuwechsel sind die Umbildungen in verschiedener Richtung und die zahlreichen Rückbildungen bedingt worden. Eine Beziehung des Linsenauges zu dem Hauptauge der Scorpione besteht nicht. Die Augen von *Limulus* können nur mit den Seitenaugen der Scorpione in Beziehung gebracht werden.

Das Linsenauge zeigt die Tendenz, eine freie Linse zu bilden.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten*

# Entwicklung des Genitalapparats von *Arion empiricorum* Fér.\*)

Von

**Hubert Pabst.**

(Aus dem Zoologischen und vergleichend-anatomischen Institut der  
Universität Bonn.)

Mit Tafel 26—29 und 2 Abbildungen im Text.

---

## Inhalt.

- I. Einleitung.
- II. Literatur.
- III. Beschaffung des Materials.
- IV. Technik.
- V. Beschreibung des Geschlechtsapparats von *Arion empiricorum*.
- VI. Entwicklung des Geschlechtsapparats.
- VII. Histologie.
- VIII. Zusammenfassung.

## I. Einleitung.

Der Geschlechtsapparat der Pulmonaten ist schon häufig der Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Obwohl bereits im Jahre 1682 von HARDER festgestellt worden war, daß die Lungenschnecken hermaphroditisch sind (1, p. 139), war man sich lange nicht einig über die Funktion der einzelnen Teile des Genitalapparats. Hin und her wogte der Streit, wo Eier, wo Samen gebildet werden, bis endlich im Jahre 1835 WAGNER beide Geschlechts-

---

\*) Als Dissertation ist die Arbeit etwas abgekürzt und ohne Tafeln bereits 1913 erschienen (Druck PAUL ROST u. Co., Bonn). D. V.

produkte in dem bis dahin für das Ovarium gehaltenen Organ vorfand (1. p. 146). Die Frage, ob auch beide dort produziert worden seien oder ob das Sperma, nach der Copulation durch den ganzen Geschlechtsapparat hinauf steigend, dorthin gelangt sei, ließ er offen, und erst in den Jahren 1842—43 wurde sie von LAURENT beantwortet, der nachwies, daß Eier wie Samen in dem am proximalen Ende des Genitalapparats gelegenen Teile, der Zwitterdrüse, gebildet werden (1, p. 148). Ein soweit gehender Hermaphroditismus war damals noch bei keiner Tierklasse bekannt, und es ist natürlich, daß die Pulmonaten durch diese Entdeckung an Interesse gewannen. Eine Reihe von Arbeiten ist bis heute erschienen, die den Bau der Geschlechtsorgane der einzelnen Familien und Gattungen behandeln und deren Resultate mit mehr oder weniger Erfolg systematisch und phylogenetisch verwertet worden sind. Nimmt man hinzu, daß auch die Embryologie verschiedener Arten genau festgestellt ist, so muß es geradezu verwunderlich erscheinen, daß wir über die Entwicklung des Genitalsystems nur wenige Arbeiten haben. Den Grund dafür gibt schon H. EISIG an (6, p. 297). Mit dem Ausschlüpfen der jungen Schnecken aus dem Ei ist für die Embryologen die Untersuchung beendet. Die erste Anlage des Geschlechtsapparats tritt aber erst ganz gegen Ende des embryonalen Lebens auf, also zu einer Zeit, wo die direkte Beobachtung durch Einlagerung von Pigment und Kalk in die Haut unmöglich geworden ist. Schon im Jahre 1886 schrieb Brock, daß das Thema „die Entwicklung des Genitalapparates der Gastropoden nicht auf der großen Heerstraße der zoologischen Forschung liege“. Im ganzen liegen bis heute vier Arbeiten vor, deren Inhalt zunächst kurz wiedergegeben werden soll.

## II. Literatur.

Die erste Untersuchung über die Entwicklung des Geschlechtsapparats einer Lungenschnecke — *Lymnaeus auricularis* —, von HUGO EISIG (6) angestellt, erschien im Jahre 1869. Ihr folgte im Jahre 1885 die Arbeit von H. ROUZAUD (14), der als Objekt *Helix aspersa* benutzte, daneben aber auch andere Pulmonaten, sowohl Stylommatophoren (verschiedene *Helix*-Arten, *Zonites*, *Bulimus*, *Zua*, *Arion*, *Succinea*) als auch Basommatophoren (*Lymnaeus*), zum Vergleich heranzog. Einen Anspruch auf Vollständigkeit können allerdings nur, wie er selbst sagt, die Studien über *Helix aspersa* machen. 1886 veröffentlichte J. Brock (2) seine Untersuchungen über *Agriolimax agrestis*, und 1889 erschien die letzte Abhandlung über unser Thema,

von J. KLOTZ (9) verfaßt, der seine Studien wie EISIG (6) an einer Süßwasserschnecke — *Lymnaeus ovatus* — anstellte. Eine ausführliche Inhaltsangabe der drei ersten Arbeiten zu geben erübrigt sich, da dies von KLOTZ (9) in seiner Arbeit geschehen ist, jedoch dürfte es zweckmäßig sein, die Hauptpunkte der einzelnen Arbeiten noch einmal zusammenzustellen und mit den Resultaten der KLOTZ'schen zu vergleichen.

EISIG (6) findet die erste Anlage des Geschlechtsapparats erst nach dem Ausschlüpfen der jungen Schnecken aus dem Ei, in der Zeit, wo sich das Nervensystem ausbildet (p. 309), und zwar gibt er drei gesonderte Anlagen an, eine für den Penis mit einem Teile des Vas deferens, eine für den Oviduct mit dem anderen Teile des Vas deferens und eine für die Zwitterdrüse (p. 317). Alle drei Anlagen sind entodermal und solid. Die Verbindung zwischen den einzelnen Teilen wird sekundär hergestellt, indem der Zwittergang von der Zwitterdrüse her in die Eiweißdrüse hineinwächst und der mit dem Penis verbundene Teil des Vas deferens dem mit dem Oviduct verbundenen Teile entgegenwächst (p. 317). Die Eiweißdrüse — denn was sollte anders der von EISIG selbst allerdings verkannte vierlappige Körper sein? — entsteht aus einer kugligen Anschwellung des proximalen Endes des Oviducts (p. 316); die Bildung des Receptaculum seminis bleibt unerwähnt. Am schnellsten entwickelt sich die Zwitterdrüse, in der schon ausgebildete Geschlechtsprodukte sich befinden, wenn die Ableitungswege, Vas deferens und Oviduct, noch aus embryonalen Zellen bestehen (p. 310).

ROUZAUD (14) weicht von seinem Vorgänger schon in der Angabe über die Zeit der ersten Anlage ab, die er wenig vor dem Ausschlüpfen der jungen Tiere fand (p. 34). Auch in bezug auf Ort und Zahl der Anlagen ist er zu ganz anderen Resultaten gekommen. Der ganze Geschlechtsapparat entsteht aus einer einzigen soliden Zellenansammlung (*bourgeon primitif*, p. 38) durch proximalwärts gerichtetes Wachstum, die er infolge der Insertion an die Innenseite der Haut für ectodermal hält (p. 35). Die Zwitterdrüse entsteht als warzenförmige Anschwellung an der Spitze des bis in die Leber hinein gewachsenen „*bourgeon primitif*“ (p. 38). Ziemlich gleichzeitig mit ihrem Auftreten zeigt sich die erste Anlage des Penis (*bourgeon pénial*) als ein „*bourgeon secondaire ou dérivé, émané de la base du bourgeon primitif*“ in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des letzteren an die Wand (p. 39). Oberhalb des Penis entstehen jetzt zwei einander parallele aber ungleich lange Falten,



die den ursprünglich einheitlichen Zellenstrang — noch immer ist nämlich die ganze Anlage solide — in drei Teile teilen, aus denen schließlich Vas deferens, Uterus — von SIMROTH Oviduct genannt, eine Bezeichnung, die ich später auch immer benutzen werde — und Receptaculum seminis entstehen (p. 42—43). Eine dieser Falten hatte auch schon EISIG bei der Trennung der ursprünglichen Anlage in Oviduct und Vas deferens beobachtet. Eine leichte, traubenförmige Ausstülpung proximalwärts von jenen Falten ist die erste Anlage der Eiweißdrüse. Das letzte Glied in der Entwicklungsreihe bilden endlich die Anhänge des Penis, Liebespfeilsack und fingerförmige Drüse (p. 45). Die Lumina entstehen, wie er sich ausdrückt, *par écartement des éléments cellulaires centraux* (p. 52 ff.). Die bedeutenden Abweichungen von den Resultaten EISIG's führt ROUZAUD auf Präparationsfehler EISIG's zurück.

Auch J. BROCK (2) findet die erste Anlage des Geschlechtsapparats in der Zeit kurz vor dem Ausschlüpfen der jungen Schnecken, jedoch ist sie nicht, wie ROUZAUD behauptet hat, ein solider, flaschenförmiger Zellenklumpen, sondern ein unmittelbar unter der Cutis gelegener, kurzer, mit deutlichem Lumen versehener Gang von 0,17 mm Länge (p. 342). Betreffs der Zahl und des Ortes der Anlage kommt er zu ganz neuen Resultaten. Während nach EISIG der Genitalapparat aus drei verschiedenen, voneinander getrennten Zellenansammlungen, nach ROUZAUD aber aus einem einzigen Zellenkomplex hervorgeht, findet BROCK zwei getrennte Anlagen. Bei Tieren, die gerade das Ei verlassen haben und bei denen der „primäre Geschlechtsgang“ sich insofern weiterentwickelt hat, als er auf 0,5 mm herangewachsen ist und in der Nähe seines distalen Endes durch Erweiterung seines Lumens die erste Anlage des Penis mit dem Reizkörper gebildet hat, an seinem proximalen Ende sich aber schon die Anlage des Zwitterganges zeigt, findet dieser Autor ohne jede Verbindung mit dem primären Gang die durch ihre pigmentierte Hülle leicht kenntliche Zwitterdrüse. Ihre Lage zwischen mesodermalen Elementen läßt „mit an Gewissheit grenzender Wahrscheinlichkeit“ annehmen, daß sie ebenso wie der primäre Geschlechtsgang nur mesodermalen Ursprungs sein kann (p. 348). Die Verbindung zwischen beiden Teilen wird dadurch hergestellt, daß der Zwittergang sich auf der ganzen Strecke seines Verlaufes fast gleichzeitig, jedenfalls aber zugleich von beiden Seiten, der Zwitterdrüse und dem proximalen Ende des primären Ganges, aus bildet (p. 349). Der Durchbruch der äußeren Geschlechts-

öffnung, bei dem nichts von einer Beteiligung des Ectoderms wahrzunehmen ist, erfolgt erst, nachdem Eiweißdrüse und Vas deferens sich durch Ausstülpungen am Ende des primären Ganges resp. des Penis gebildet haben und der mittlere Teil der Anlage durch die bei EISIG und ROUZAUD schon erwähnte Faltenbildung in zwei Gänge, den definitiven „weiblichen“ und den nur vorübergehend auftretenden „männlichen“ Gang, geteilt worden ist (p. 353). Die Verbindung zwischen Vas deferens und Oviduct wird durch Resorption der Berührungsstellen der beiderseitigen Wände hergestellt. Die letzten Veränderungen bilden zwei Ausstülpungen am Penis, aus denen das Flagellum und das Receptaculum seminis hervorgehen (p. 360 u. 362). Nach BROCK's Ansicht soll der erwähnte „männliche“ Gang später vollständig resorbiert werden; jedoch ist diese Behauptung sowohl durch theoretische Betrachtungen über die definitive Lage des Receptaculum seminis von SIMROTH (16, p. 652) als auch durch einen anatomischen Befund an einer *Helix pomatia* von SEMPER (15, p. 320) zurückgewiesen und auch von BROCK selbst (3, p. 84) als irrtümlich zurückgenommen worden.

J. KLOTZ (9) endlich, der die erste Anlage des Geschlechtsapparats bei Embryonen fand, die zum Auskriechen noch nicht reif waren (p. 11), nimmt in Bezug auf Zahl der embryonalen Anlagen und Ort ihres Entstehens eine vermittelnde Stellung zwischen seinen Vorgängern ein. Wie EISIG, so findet auch er für die drei verschiedenen Teile des Geschlechtsapparats drei verschiedene Anlagen (p. 14), und zwar je eine für die Zwitterdrüse, die ableitenden Wege und den Penis. Von diesen sind die beiden ersten „wohl“ mesodermal (Übereinstimmung mit BROCK), da sie keine Verbindung mit dem Ectoderm aufweisen. Die letzte dagegen ist zweifellos ectodermal, denn sie geht direkt aus einer Einstülpung des Körper-epithels hervor (p. 12), wie das ROUZAUD vom ganzen Genitalapparat behauptet hat. Penis und ableitende Wege zeigen in ihrer Anlage ein deutliches Lumen. Auch in der Bildung des Zwitterganges von zwei Seiten aus stimmt KLOTZ mit BROCK überein, sowie in dem ersten Auftreten der Eiweißdrüse — nach KLOTZ das zuletzt gebildete Organ — als einer Ausstülpung des proximalen Endes des Oviducts. Die Verbindung zwischen Penis- und Prostatateil des Vas deferens wird durch dessen zylindrischen Teil hergestellt. Wie diese erfolgt, darüber ist er sich allerdings selbst nicht klar. Nach der Ansicht ROUZAUD's, also durch Abspaltung, kann der zylindrische Teil des Vas deferens bei der getrennten Anlage von

Penis und Oviduct auf keinen Fall entstehen, ob nach EISIG's und BROCK's Angaben, also als Divertikel des Penis, ist zweifelhaft. „Vielleicht“, sagt er in der Zusammenfassung am Schlusse seiner Arbeit (p. 35), „ist sie eine ectodermale Einstülpung, von der weiblichen Geschlechtsöffnung ausgehend, oder eine rinnenartige Einstülpung des Ectoderms zwischen den beiden Geschlechtsöffnungen.“ Auch die Entstehung des Receptaculum seminis als eines Spaltstückes des Oviducts hat er nicht direkt beobachtet, vielmehr ist er zu dieser Anschauung nur gekommen durch Befunde an älteren Tieren (Obliterieren des proximalen Teiles des Receptaculum) sowie durch die Darstellung, die ROUZAUD vom Receptaculum und dem Vas deferens, BROCK von dem „männlichen“ Gang gibt (p. 23).

Da in der folgenden Arbeit nur über Stylommatophoren Untersuchungen angestellt sind, so habe ich es, weil überflüssig, unterlassen, bei der ersten und letzten Arbeit (6 u. 9) auf die Differenzierung der Anlagen in die einzelnen Teile (großer und kleiner Schlauch, drei Abschnitte des Oviducts) einzugehen. Auch die Unterschiede in den histologischen Befunden habe ich nicht erwähnt. Sie sowie die noch nicht erwähnten Arbeiten des Literaturverzeichnisses sollen im speziellen Teile nach Bedarf berücksichtigt werden.

### III. Beschaffung des Materials.

Ursprünglich war es meine Absicht, neben der Bearbeitung einiger biologischer Fragen über Selbstbefruchtung und Abstieg der Eier und des Samens durch den Geschlechtsapparat der Stylommatophoren eine Nacktschneckenfauna der Umgebung von Bonn zusammenzustellen. Mit letzterer Aufgabe habe ich mich wegen der Unergiebigkeit nur einige Zeit beschäftigt. Die Resultate habe ich Herrn Dr. C. R. BOETTGER überlassen, der sie mit den von ihm festgestellten Fundorten in seiner „Molluskenfauna der Rheinprovinz“ (in: Arch. Naturgesch., Jg. 78, 1912, p. 149—310) unter meinem Namen veröffentlicht hat (p. 192—197 u. 206—210). Allerdings sind da nur die von mir festgestellten Fundorte angeführt, die entweder ganz neu oder doch in der Literatur nur selten und dann meist in den älteren Arbeiten zu finden waren. Auch eine für die Rheinprovinz neue Art — *Arion intermedius* NORM. (*minimus* SIMR.) — war unter den gesammelten Schnecken, die allerdings schon von BOETTGER gefunden, aber für ein junges Tier einer andern Species gehalten worden war und erst auf meine Anregung

hin unter dem richtigen Namen in die Arbeit aufgenommen wurde. Der Bearbeitung des andern Teiles meiner ursprünglichen Aufgabe wurde ich bald überhoben durch das Erscheinen einer Arbeit von KÜNKEL (10), in der die Selbstbefruchtung und ihre Vorbedingungen ziemlich ausführlich behandelt werden, und so wandte ich mich dann, auf eine Anregung meiner hochverehrten Lehrer hin, dem Studium der Entwicklung des Geschlechtsapparats zu. Auch fand ich in der Literatur verschiedene Angaben, die die nochmalige Bearbeitung dieses Themas erforderlich erscheinen ließen. Auf einen Punkt, die Anlage des Vas deferens, habe ich schon bei der Besprechung der Arbeit von KLOTZ (9) hingewiesen. Wenn ferner KLOTZ es für möglich hält, daß bei ganz nahe verwandten Arten — des von EISIG bearbeiteten *Lymnaeus auricularis* und seines *Lymnaeus ovatus* — in der Entwicklung Verschiedenheiten auftreten, indem sich der Penis an ganz verschiedenen Stellen anlegt, im ausgebildeten Tiere aber denselben Platz einnimmt (9, p. 14), weshalb sollte es da nicht möglich sein, daß sich bei den Stylommatophoren, die zwar zweifellos den Basommatophoren in verwandtschaftlicher Beziehung sehr nahe stehen, aber doch nicht so nahe wie die Vertreter der Gattung *Lymnaeus* untereinander, in bezug auf Ort und Zahl der Anlagen eine starke Abweichung den Basommatophoren gegenüber ergibt! Ferner fand ich in dem zweiten Teile der Arbeit von MEISENHEIMER über die „Entwicklung von *Limax maximus*“ (in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, p. 573) einen Hinweis auf eine spätere Arbeit über die Entwicklung des Genitalapparats dieser Schnecke; allerdings ist diese Arbeit bis jetzt noch nicht erschienen, aber ihre Ankündigung beweist, daß auch MEISENHEIMER die nochmalige Bearbeitung dieses Themas für nötig hielt. Endlich schien es mir auch nicht unwichtig, die Reihenfolge genau festzustellen, in der die einzelnen Teile des Geschlechtsapparats angelegt werden, und deren weitere Entwicklung durch eine Reihe histologischer Zeichnungen darzutun. Dazu eignete sich natürlich am besten eine Schnecke, die einen möglichst einfachen Genitalapparat aufweist, bei der also die Beobachtung durch die Anlage der verschiedenen Anhangsorgane nicht irregeleitet werden konnte. Als Untersuchungsobjekt kam daher nur ein Vertreter der Gattung *Arion* und zwar wegen der verhältnismäßig einfachen Beschaffungsmöglichkeit *Arion empiricorum* FÉR. in Betracht. Da ich jedoch bei diesem, wie ich schon jetzt bemerken will, den Entwicklungsgang etwas anders vorfand, als er von BROCK für *Agriolimax agrestis* beschrieben wird,

so zog ich kurz vor dem Abschluß meiner Arbeit noch eine andere Gattung mit komplizierterem Geschlechtsapparat zum Vergleich heran. Trotzdem die Ackerschnecke von SIMROTH als ein ungünstiges Untersuchungsobjekt bezeichnet worden war (16, p. 652), nahm ich doch diese, weil mir bei ihr die BROCK'sche Arbeit zum mindesten eine Kontrolle für meine Befunde bot, beschränkte mich aber dabei auf den distalen Teil des Genitalapparats.

Wenn auch *Arion empiricorum* eine überall und zahlreich zu findende Schnecke ist, so war doch die Beschaffung des für die Arbeit nötigen Materials mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Bekanntlich lebt diese Nacktschnecke nur ein Jahr und kommt in der Zeit auch nur einmal zur Fortpflanzung, wobei sie die Eier in mehreren Intervallen ablegt. Um den richtigen Zeitpunkt nicht zu versäumen und jeder Gefahr eines Irrtums beim Sammeln der Eier und Jungen aus dem Wege zu gehen, legte ich mir eine Zucht an, in der ich ständig einige dreißig Tiere hielt. Obwohl das Terrarium nach Möglichkeit den natürlichen Verhältnissen entsprechend eingerichtet war und ich es auch nie an der nötigen Feuchtigkeit und Nahrung fehlen ließ, fand ich doch fast jeden Morgen einige Tiere, die eingegangen und von ihren Artgenossen bis auf die dicke Haut verzehrt waren. Ob diese auch von den andern Schnecken getötet worden waren oder durch Parasiten — einen Nematoden, eine Fliegenlarve und, bei zu feucht gehaltenem Terrarium, Infusorien, die sich in dem von der Haut ausgeschiedenen Schleim in großen Mengen aufhielten — zugrunde gegangen waren, konnte ich nicht feststellen. Bis zum Juni fand ich bei allen Tieren, die ich präparierte, den Geschlechtsapparat sehr wenig ausgebildet. Im Juli endlich ging die Größenzunahme schneller vor sich, und am 2. August sah ich Schnecken copulieren. Am 18. August fand ich die ersten Eier, aus denen am 18. September einige Junge auschlüpfen. Während ihrer letzten Eiablage gingen die alten Schnecken ein. Trotzdem ich Tiere von der früher als *marginata* bezeichneten Varietät copulieren und auch Eier ablegen sah, befanden sich unter den Jungen doch nur wenige dunkle Exemplare. Von den abgelegten Eiern kam kaum mehr als die Hälfte zur Entwicklung.

Auch die jungen Ackerschnecken beschaffte ich mir durch Zucht aus Eiern. Zwei Abnormitäten, die ich unter diesen fand, mögen hier Erwähnung finden. Wie die Textfigur A zeigt, handelt es sich um Fühlermißbildungen. Bei dem einen Tier (a) waren beide Augen-

träger nicht nur, wie es HOFFMANN von einer *Helix nemoralis* (8, p. 253) berichtet, zum Teil, sondern bis zur Spitze vollständig verwachsen, jedoch waren die Augen getrennt geblieben. Zwei solcher Tiere schlüpften aus Eiern einer Ablage aus. Bei dem anderen Schnecken (b) waren die Fühler nur an der linken Seite ausgebildet. Großer und kleiner Tentakel der rechten Seite fehlten vollständig und waren nur durch kaum sichtbare Erhöhungen angedeutet. Sekundär kann diese letzte Mißbildung nicht entstanden sein, da ich selbst das Tier die Eihülle so verlassen sah, wie es in der Figur wiedergegeben ist. Leider gingen mir alle drei Exemplare ein, bei dem Versuch, mit ihnen weiter zu züchten, so daß es mir unmöglich wurde, weitere Untersuchungen daran anzustellen.



Fig. A. Fühlermißbildungen an jungen Ackerschnecken.

#### IV. Technik.

Schon von meinen Vorgängern ist darauf hingewiesen worden, daß Alter und Größe der Tiere für die Entwicklung des Geschlechtsapparats keine bestimmten Anhaltspunkte liefern. Einen krassen Fall für diese Tatsache fand ich bei Tieren, die am 12. Oktober aus den Eiern geschlüpft waren. Bei einem von diesen, das ich am 20. Januar präparierte, war der Genitalapparat in allen seinen Teilen schon vollständig entwickelt, während er bei den anderen Tieren gleichen Alters erst die ersten histologischen Differenzierungen aufwies. Ich habe deshalb auch in der folgenden Arbeit unterlassen, Alter und Größe der untersuchten Schnecken anzugeben. Der jüngsten Stadien habe ich mich dadurch versichert, daß ich bis zur erfolgten Anlage aller Teile jeden Tag mehrere gleichalterige aber verschieden große Tiere tötete.

Zur Fixation verwandte ich sowohl Sublimat in konzentrierter Lösung als auch Eisessig-Sublimat (80 % Sublimat, 20 % Eisessig), das ich 2—4 Stunden einwirken ließ, brachte dann die Tiere in 70 % Alkohol mit etwas Iodiodkalium und entkalkte sie in salpetersaurem (2 %) Alkohol. Nach Einbetten in Celloidin-Paraffin — einfaches Paraffin genügte nicht, da die Objekte durch den langen Aufenthalt in Alkohol ziemlich hart wurden und infolgedessen beim Schneiden leicht künstliche Bilder entstanden oder auch die Schnitte

ganz zerrissen — zerlegte ich die Tiere mit dem JUNG'schen Schaukelmikrotom in Schnittserien von 8—10  $\mu$  Dicke. Für die histologische Untersuchung wurde der Geschlechtsapparat herauspräpariert, nachdem die Tiere zuerst mit Chloralhydrat eingeschláfert worden waren. Von den Ackerschnecken habe ich nur die jüngsten Stadien geschnitten, während ich bei älteren Tieren das untersuchte Organ zuerst herauspräparierte, dann zeichnete und zuletzt erst schnitt, um eventuell äußerlich noch nicht sichtbare Abspaltungen feststellen zu können.

Mit der Totalfärbung mit Boraxkarmin, die BROCK und KLOTZ empfehlen, habe ich zwar sehr schöne Resultate erzielt, da jedoch die einzelnen Objekte sich verschieden schnell färbten und ein etwas langes Differenzieren in Salzsäure-Alkohol sie unbrauchbar machte, zog ich ihr die Schnittfärbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, kombiniert mit verschiedenen Plasmafarben (Eosin, Orange, Säurefuchsin, Lichtgrün, Wasserblau) vor, die eine genaue Kontrolle des Färbungsgrades gestattete. Außerdem habe ich für die histologische Untersuchung Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN in Verbindung mit einigen der obigen Plasmafarben angewandt.

## V. Beschreibung des Geschlechtsapparats von *Arion empiricorum*.

Bevor ich zu den Ergebnissen meiner Untersuchung übergehe, möge zunächst noch eine Beschreibung des Genitalapparats von *Arion empiricorum* folgen. Schon oben habe ich gesagt, daß er an Einfachheit von dem keiner anderen Lungenschnecke übertroffen wird. Nicht nur die für die *Helix*-Arten charakteristischen Anhangsorgane, Liebespfeilsack und fingerförmige Drüse, sondern auch der bei allen anderen Nacktschnecken ausgebildete Penis und das zuweilen vorkommende Flagellum fehlen hier vollständig. In Fig. 1 (Taf. 26) habe ich eine Abbildung davon gegeben, die eine Kopie der von SIMROTH (17, tab. 10) veröffentlichten Zeichnung ist. Nur habe ich das Atrium und die Einmündung der ableitenden Wege darin anders und zwar so gezeichnet, wie ich es immer bei den von mir präparierten Tieren gesehen habe. Am proximalen Ende des Geschlechtsapparats liegt die stark pigmentierte, durch die Arterie in zwei ungleich große Teile geteilte Zwitterdrüse (*zd*). Auf sie folgt der ziemlich lange, in seinem unteren Teile stark geschlängelte Zwittergang (*zg*). Kurz vor seiner Einmündung in den Ovispermato-

duct bildet er durch Aneinanderlegen der 2 Schenkel einer Schlinge eine Vesicula seminalis (*ves*), die nach SIMROTH (17, p. 232) nichts anderes ist als eine Stauvorrichtung, damit Eier und Samen den richtigen Weg in den Ei- resp. Samenleiter finden. Am proximalen Ende des Ovispermatoduct befindet sich die, aus vielen Läppchen zusammengesetzte, große, weißliche Eiweißdrüse (*eidr*), die die befruchteten Eier mit dem nötigen Eiweiß versorgt. Die Secretkanälchen der einzelnen Drüsenläppchen laufen in einen Zentralkanal zusammen, der in den Eileiter mündet. Der Ovispermatoduct (*osp*) stellt die Vereinigung des Samenleiters und des Eileiters zu einem dicken drüsigen Schlauche mit einheitlichem Lumen dar, an dem zwei Teile äußerlich schon erkennbar sind, ein glatter bandförmiger und ein drüsiger, der durch seine größere Länge dem glatten gegenüber die gewundene Form des ganzen Ovispermatoducts hervorruft. Erst kurz vor ihrer Mündung in das obere Atrium (*oa*) trennen sich die beiden Gänge in den kurzen Oviduct (*ovid*) und das bedeutend längere, vielfach gewundene Vas deferens (*vd*). Letzteres führt in einem Bogen um das kurzgestielte kuglige Receptaculum seminis (*rec.sem*) herum und bildet durch Verdickung seiner Wandung die Patronenstrecke (*pstr*), die durch Bildung der Spermatophore das bei anderen Pulmonaten vorkommende Flagellum (Fig. 4 *fl*) ersetzt. Fig. 2 stellt den distalen Teil des Geschlechtsapparats nach Durchschneiden des Oviducts dar, zur Veranschaulichung des Verlaufes der Patronenstrecke und ihrer Verlängerung, des Vas deferens. Das obere Atrium (*oa*), in Fig. 3 geöffnet, ist ausgefüllt von einer Hautfalte (von SIMROTH „Zunge“ genannt, 17, p. 233). Auf der einen Seite von dieser liegen die Öffnungen des Receptaculum seminis und der Patronenstrecke, auf der anderen — auf dem Bilde nicht sichtbar — die des Oviducts. Das untere Atrium ist ein dicker gelber an der Haut befestigter Drüsenring (Fig. 1 *dr*).

Zum Verständnis der in der Arbeit gegebenen Entwicklungsstadien von *Agriolimax agrestis* diene Fig. 4. Es ist eine Kopie des distalen Teiles der von BROCK (2, tab. 23) gegebenen Abbildung des Geschlechtsapparats dieser Schnecke. Am proximalen Ende des voluminösen Penis (*p*) befindet sich das fingerförmige drei- bis vierteilige Flagellum (*fl*). In seiner Nähe tritt das Vas deferens (*vd*) aus dem Penis heraus, läuft distalwärts an diesem entlang und wendet sich dann in einem Bogen zum Oviduct (*ovid*) zurück, mit dem es sich zum Ovispermatoduct (*osp*) vereinigt. Zwischen der



Mündung des Oviduct und der des Vas deferens in den Penis sitzt das flaschenförmige Receptaculum seminis (*rec. sem*).

## VI. Entwicklung des Geschlechtsapparats.

Die erste Anlage des Genitalapparats von *Arion empiricorum* ist erst vor wenigen Jahren von PAUL HEYDER (7) in einer Untersuchung über die Entwicklung des Pallialkomplexes festgestellt worden. Bei 12tägigen Embryonen, also zu einer sehr frühen Zeit, wenn man bedenkt, daß das embryonale Leben 30—35 Tage dauert, findet er sie als eine „zipfelförmige und nach der Dorsalseite gerichtete Einstülpung des hinteren Endes der Mantelhöhle“ (7, p. 141). Die Entstehung der Mantelhöhle als Ectodermeinstülpung hat er schon vorher nachgewiesen, so daß damit auch die ectodermale Herkunft des Genitalapparats festgestellt ist. Allerdings kann HEYDER für die Identifizierung dieser Anlage nur negative Merkmale anführen, jedoch sind diese so überzeugend, daß an deren Richtigkeit nicht gezweifelt werden kann. Er hat sich nicht mit der Feststellung begnügt, daß die Anlage unpaarig auftritt, sondern sie auch in ihrer Entwicklung weiter verfolgt. Während sie mit der Verlagerung der Mantelhöhle nach innen gelangt, rückt ihre Mündung an dem Hinterrand der Mantelhöhle entlang mehr und mehr ventral herab. Seine Untersuchung schließt er mit dem Stadium ab, wo der Genitalgang zu einem langen, dünnen Schlauche ausgewachsen ist, der sich in seinem proximalen Teile in zwei Kanäle spaltet.

Von dem Stadium ausgehend, wo der Geschlechtsapparat noch ein einfacher Schlauch ist, habe ich seine Entwicklung weiter verfolgt.

Die ersten von mir untersuchten Tiere, Larven, die ich kurz vor dem Ausschlüpfen aus den Eiern schnitt, standen ungefähr auf derselben Stufe der Entwicklung wie das der Brock'schen fig. 1 (2, tab. 22) zugrunde liegende. Nicht nur der ganze hintere Teil des Intestinalsackes war mit Eiweiß ausgefüllt, das Eiweiß ragte sogar noch zwischen Pallialkomplex und Ösophagus hindurch nach vorn bis zur Ansatzstelle des Mantels an die Haut, ein Zeichen, daß die Kopfblase, das larvale Respirationsorgan, erst kurz vorher verschwunden war. Herz, Niere und Lunge waren noch sehr klein. Von Leberzellen war in der Gegend des Magenendes noch wenig zu sehen. Auf diesem Stadium ist der primäre Geschlechtsgang ein dünner Schlauch von 0,52 mm Länge, zeigt aber schon eine weitere Entwicklung als die Brock'sche fig. 1, trotzdem beide Tiere in der

Ausbildung der übrigen Organe ziemlich gleich gewesen sein dürften. In der Nähe des Atemloches beginnend, steigt er zwischen der Haut und dem zurückgezogenen rechten Tentakel resp. dessen Retractor nach hinten und schräg oben, geht zunächst zwischen Magen und Enddarm und dann kurz hinter dem Übergang der 2. Darmschlinge in die 3. zwischen dieser und dem Enddarm weiter nach hinten, um schließlich etwas rechts von der Körpermedianen blind zu enden. Überall, wo der Gang quer getroffen ist, zeigt sich ein deutliches Lumen. Nur an der Stelle, wo er von der Haut und dem Tentakel eingeschlossen ist, fehlt dieses, jedoch sind auch hier die Wandungen deutlich zu sehen. Jedenfalls ist hier der Schlauch durch die starke Kontraktion des Tieres beim Töten und das Zurückziehen des Tentakels zusammengepreßt werden. Anfänglich glaubte ich hier einen Beweis für die Anlage des Geschlechtsapparats in drei Teilen gefunden zu haben, jedoch brachte mich eine einfache Überlegung zu der Überzeugung, daß das Bild lediglich durch die Kontraktion hervorgerufen sei. Wie schon gesagt, fehlt das Lumen nur so weit, als der Gang am Tentakel entlang zieht, sobald er aber über diesen zu liegen kommt, ist wieder ein deutliches Lumen vorhanden. Das ist aber gerade die Stelle, an der auf älteren Stadien das obere Atrium liegt. Danach würde sich also nur das untere Atrium getrennt von den ableitenden Wegen anlegen, während das obere oder der Penis, wenn ich beide einmal als gleich betrachten darf, sich an dem mittleren Teile anlegte. Das widerspricht aber nicht nur den Angaben von EISIG und KLOTZ über Basommatophoren, sondern auch allen bisher bekannt gewordenen teratologischen Fällen, wie sie von HOFFMANN (8, p. 249—253) zusammengestellt worden sind. Die Entscheidung der Frage, ob der Geschlechtsapparat sich auch bei *Arion* in drei Teilen anlegt, muß ich mir daher für eine spätere Untersuchung vorbehalten, mit der ich beginnen werde, sobald mir frisches und genügend junges Material zur Verfügung steht.

Kurz vor dem blinden Ende des Ganges befindet sich eine Stelle, an der das Lumen sich auf eine Länge von 60  $\mu$  etwas erweitert hat. Wenn diese Erweiterung auch nicht besonders auffallend ist, so muß sie doch als die Anlage der Eiweißdrüse aufgefaßt werden. Das geht sowohl aus ihrer Lage hervor, die auf späteren Stadien, auf denen ihre Identität mit der Eiweißdrüse zweifellos ist, dieselbe ist, als auch aus ihrer Form. Das Lumen verengt sich nämlich ziemlich plötzlich, der Genitalgang geht über in einen Kanal mit sehr feinem Lumen, das noch auf eine Strecke

von 0,09 mm sichtbar ist, dann aber verschwindet. Auf den nächstfolgenden Schnitten sieht man noch einige radiär gestellte Zellen, dann aber ist jedes Merkmal, das auf die Bildung eines Ganges hindeutet, geschwunden. Zweifellos ist dies der im Entstehen begriffene Zwittergang. Nach 100 Schnitten tritt wieder eine Ansammlung radiär gestellter Zellen auf, zwischen denen auch bald ein Lumen sich zeigt, das direkt zur Zwitterdrüse hinführt. Dieses letzte Stück des Zwitterganges ist 0,23 mm lang.

Auch die Zwitterdrüse finde ich schon auf diesem Stadium, in einiger Entfernung vom Magenende. Zwar habe ich sie auf späteren Stadien manchmal etwas mehr nach vorn gefunden, immer aber in der Nähe des Magenendes. Wenn PLATNER (13, p. 609) sagt, sie liege hinter der letzten Darmwindung, so ist das so zu erklären, daß er nicht die SIMROTH'sche Bezeichnung anwendet, sondern die am meisten nach dem Schwanzende des Körpers zu gelegene Windung meint, und das ist eben das Ende des Magens. Von Pigment habe ich hier noch nichts gefunden, dagegen ist schon ein allerdings kleines und nur auf 2 aufeinanderfolgenden Schnitten zu sehendes Lumen vorhanden (Taf. 26 Fig. 5), das durch Auseinanderweichen der „nestförmig angehäuften Sexualzellen“ (13, p. 609) entstanden zu sein scheint. Bei *Agriolimax agrestis* tritt dieses Lumen nach BROCK's Angaben (2, p. 354) erst sehr viel später auf, jedoch stimmen meine Befunde mit denen von ANCEL bei *Helix pomatia* (in: Arch. Biol., Vol. 19, 1902) überein, der zu gleicher Zeit in der Zwitterdrüse und im Zwittergang ein Lumen sich bilden sah (5, p. 321). Zellgrenzen habe ich ebensowenig wie PLATNER und BURESCH gefunden. Einige Kerne haben sich schon aus dem Verbande des Keimepithels losgelöst und sind, mit etwas Plasma umgeben, in das Lumen hineingefallen. Es sind das Spermatogonien, aus denen sich später die männlichen Geschlechtszellen bilden. In dem Keimepithel sind noch zwei Arten von Kernen zu unterscheiden. Die einen, die sich durch ihre Größe und die Anordnung des Chromatins zu kleinen Punkten von denen des umgebenden mesodermatischen Gewebes auszeichnen, sind die indifferenten Keimkerne (5, p. 325), die anderen haben außerdem noch einen intensiv gefärbten Nucleolus und sind von BURESCH als indifferente Geschlechtskerne bezeichnet worden. Ob diese letzteren zu Samen- oder Eizellen werden, hängt von ihrer Lage ab. Nur aus denen entwickeln sich Eier, die in der Nähe einer Nährzelle liegen, alle anderen fallen in das Lumen der Drüse und werden zu Spermatozoen.

Über die Zeit der Anlage der Zwitterdrüse dürfte wohl kein Zweifel mehr herrschen, da sie übereinstimmend von allen neueren Autoren — kurz vor dem Ausschlüpfen der jungen Schnecken — angegeben wird. Von HEYDER ist die Zwitterdrüse nicht erwähnt worden, weil Untersuchungen darüber zu weit über den Rahmen seiner Arbeit hinausgeführt hätten. Jedoch muß sie schon bei den ältesten von ihm untersuchten Stadien vorhanden gewesen sein, da sie sich ja schon bei solchen Tieren findet, bei denen von einer Teilung des primären Geschlechtsganges in 2 Kanäle noch nichts zu sehen ist. Auch die Angaben von BROCK und von KLOTZ über die mesodermale Abkunft der Zwitterdrüse haben inzwischen neue Stützen gefunden. Ich erwähne nur ANCEL und zitiere dessen Angabe aus BURESCH, 5, p. 321: „L'ébauche primordiale de la glande génitale d'*Helix* apparaît chez l'embryon quelques jours avant l'éclosion; elle est formée par un amas cellulaire situé au sein du mésoderme.“

Dasselbe habe ich oben (S. 478) auch von der Keimdrüse von *Arion emp.* gesagt. Ich verweise nur noch auf Fig. 6 (Taf. 26), die zur Veranschaulichung ihrer S. 478 besprochenen Lage dienen soll.

Nach BROCK's Angaben legt sich der primäre Genitalgang nicht nur rein mesodermal an, auch bei seinem Durchbruch nach außen ist nichts von einer Beteiligung des Ectoderms zu sehen. Über den ersten Punkt kann ich nicht urteilen, da ich die erste Anlage des Geschlechtsapparats bei *Arion emp.* nicht festgestellt habe, verweise aber auf die S. 476 angeführten Angaben von HEYDER, dem zweiten aber muß ich für *Arion* wenigstens entschieden entgegenreten. In den Figg. 7, 8 u. 9 habe ich die kritische Stelle aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten gezeichnet. Fig. 8 stellt die Partie des Geschlechtsapparats aus Fig. 7 etwas stärker vergrößert dar, Fig. 9 ist dem folgenden Schnitt entnommen. Daß zum mindesten eine ectodermale Einstülpung dem Genitalgang entgegenwächst, geht deutlich aus den Abbildungen hervor. Wenn ein Lumen nicht überall zu sehen ist, so kann das verschiedene Gründe haben. Oben habe ich schon auf die Kontraktion des Tieres beim Tode hingewiesen. Daneben kann aber auch noch starkes Wachstum der Haut dies bedingen, mit dem das des Geschlechtsapparats nicht gleichen Schritt hält. Zum Belege für diese Gründe diene folgender Umstand. Bei einem Embryo, dessen Kopfblase noch nicht verschwunden war, fand ich im Genitalgang überall ein gleichweites Lumen, das sich erst kurz vor seiner Mündung nach außen trichter-

förmig erweiterte. Bei allen denen aber, die etwas älter waren und kurz vor dem Ausschlüpfen standen, war das Lumen kurz vor der Mündung des Ganges nach außen eng, manchmal kaum sichtbar. Daß auf ganz jungen Stadien immer eine Öffnung nach außen vorhanden ist, beweisen auch HEYDER's Angaben, der von dem Herunterrücken der „Mündung“ des Genitalganges an der Mantelhöhle entlang spricht.

Ob auch bei der Ackerschnecke das Ectoderm beim Durchbruch des Geschlechtsapparats nach außen beteiligt ist, kann ich nicht sagen, jedoch muß ich es als einen Irrtum bezeichnen, wenn BROCK behauptet, der Durchbruch erfolge erst, nachdem Eiweißdrüse und Vas deferens gebildet und der primäre Genitalgang in 2 Kanäle geteilt worden sei. Das beweisen mir 2 Serien von Tieren, bei denen das untersuchte Organ noch auf niedriger Entwicklungsstufe steht. Bei dem ersten — ich habe dies nicht gezeichnet, da es der



Textfig. B.

Mündung des Genitalganges einer jungen Ackerschnecke nach außen (schematisiert).

BROCK'schen fig. 4 entspricht — besteht es nur aus primärem Gang und daran seitlich ansitzendem Penis, bei dem zweiten (Taf. 27 Fig. 15) ist ersterer schon in 2 Kanäle geteilt. Bei starker Vergrößerung und günstiger Einstellung des Mikroskops ist bei beiden Tieren jenes Bild zu sehen, das BROCK in fig. 18 (tab. 23) dargestellt hat und das ich schematisch auf Textfig. B wiedergegeben habe. Das äußere Körperepithel geht ohne Unterbrechung über in das Epithel der Wandung des Geschlechtsapparats. Daß auch hier ein feines Lumen vorhanden ist, zeigt sich bei Verschiebung der Einstellung. Dieselbe Rinne wird dann sichtbar, die ich in Fig. 9, Taf. 26 von *Arion* plastisch wiederzugeben versucht habe, und bei ganz tiefer Einstellung erscheinen erst die Kerne der Seitenwand, von denen ich zwei punktiert eingezeichnet habe (Textfig. B).

Das folgende Entwicklungsstadium fand ich bei einem Tiere, das gerade die Eihülle verlassen hatte. Das Eiweiß war aus dem vorderen Körperteil vollständig verschwunden, während es in der Lebergegend granuliert und überall von Leberzellen durchsetzt war.

Bei diesem Tiere ist der Geschlechtsapparat in seiner ganzen Länge gebildet. Er mißt 2,3 mm.

Sein Verlauf ist derselbe wie im vorigen Stadium, jedoch zeigen sich verschiedene Veränderungen. Die erste besteht in der Bildung des oberen Atriums. An der Stelle, wo der primäre Geschlechtsgang über den rechten Tentakelretractor zu liegen kommt, zeigt sich eine mäßige Vergrößerung seines Lumens (Taf. 26 Fig. 10), das eine Länge von 0,07 mm hat. Am proximalen Ende dieser Anschwellung tritt von der oberen und unteren Wand des Genitalganges eine Falte in das Lumen hinein und teilt den ursprünglich einheitlichen Gang in 2 Kanäle, ein Vorgang, der auch von meinen Vorgängern wahrgenommen und beschrieben worden ist. Vor dem Zusammenstoßen der beiden Falten in der Mitte des Lumens war letzteres, wie KLOTZ richtig angibt, CO-förmig. Wenn ROUZAUD bei diesem Vorgang von 2 nebeneinander liegenden Falten (*fente utéro-déférente* und *fente utéro-copulatrice*, 14, p. 41) spricht, die, als helle Linien gut sichtbar, den primären Gang in 3 solide Stränge teilen, so mag das für Heliciden vielleicht stimmen, jedoch bin ich zu der Annahme geneigt, daß ROUZAUD über das Wesen der hellen Linien getäuscht worden ist. Bei den von mir präparierten Geschlechtsorganen junger Schnecken fand ich nämlich ebenfalls 2 helle Streifen, von denen auch der eine länger war als der andere, genau so wie es ROUZAUD beschreibt, jedoch waren das nicht die spaltenden Falten, sondern 2 Lumina, das des Oviducts und das des Receptaculums, während ihre Wände dunkel erschienen. Allerdings verstehe ich bei dieser meiner Erklärung nicht, wie ROUZAUD zu den figg. 4α u. β (tab. 1) kommen konnte. Daß ROUZAUD über die Bildung des Vas deferens — das soll nämlich aus einem der 3 Teile entstehen — getäuscht worden ist, beweisen verschiedene Hemmungsbildungen, auf die ich später noch zurückkommen werde.

Die beiden Kanäle laufen eine kurze Strecke — 0,06 mm — getrennt nebeneinander her und vereinigen sich dann wieder zu einem einheitlichen Kanal, wie auch von BROCK in fig. 7 (tab. 22) dargestellt ist. Der Unterschied in den beiden Tieren, dem von BROCK und dem von mir beschriebenen, besteht nur in der verschieden weit vorgeschrittenen Entwicklung der übrigen Organe. An der Eiweißdrüse zeigt sich nur ein Wachstum in die Länge. Während sie auf dem vorigen Stadium nur noch 0,06 mm maß, ist

sie jetzt bei kaum merklicher Ausdehnung auf 0,12 mm herangewachsen.

Der Zwittergang läßt sich in seiner ganzen Länge verfolgen. Über die Mittellinie des Körpers ragt er selten hinaus, läuft vielmehr von der Stelle ab, wo wir ihn im letzten Stadium verlassen haben, mit der Medianen ungefähr parallel zunächst oberhalb des Magens und dann seitlich von diesem zur Zwitterdrüse hin. Ein Lumen ist noch nicht überall sichtbar. Auf eine Länge von 0,2 mm ist es sehr deutlich, verschwindet dann vollständig und tritt erst nach 0,48 mm wieder auf, um so bis zur Zwitterdrüse zu bleiben. Seine einschichtige Wandung, die aus Zellen mit verhältnismäßig großen Kernen besteht, ist leicht von der der Arterien zu unterscheiden, bei denen die Zellen flach und die Kerne infolgedessen abgeplattet sind. Auffallend ist die große Länge des Zwitterganges. Selbst dann, wenn schon alle Teile des Geschlechtsapparats angelegt sind und die histologische Differenzierung seines indifferenten Gewebes eingesetzt hat, übertrifft er die ableitenden Wege noch um beinahe das Doppelte.

An der Zwitterdrüse (Taf. 26 Fig. 11) fällt die Größenzunahme auf. Nach PLATNER'S Angaben (13, p. 610) erfolgt diese durch amitotische Teilung der Kerne, die er selbst bei *Arion emp.* beobachtet hat. Dieser Behauptung kann ich nicht entgegentreten, da ich, abgesehen von einem Falle bei einem älteren Tiere, auf den ich noch zurückkommen werde, keine Mitose im Keimepithel gefunden habe. BURESCH erwähnt merkwürdigerweise die Vermehrung im Keimepithel überhaupt nicht, und diejenigen Autoren, die über die Spermatogenese Untersuchungen angestellt haben, beginnen, soweit ich mit den Arbeiten bekannt bin, alle mit den Spermatogonien. Die Form der Drüse mit dem umgebenden Gewebe entspricht noch ganz der auf dem vorigen Stadium, jedoch sind hier schon 2 Lumina vorhanden, in denen Spermatogonien liegen. Die Größe dieser letzteren schwankt zwischen 3  $\mu$  und 7  $\mu$ , stimmt also ziemlich mit den von BURESCH über *Helix arbustorum* gemachten Angaben überein (5, p. 325).

Diesem Entwicklungsstadium von *Arion* entspricht das Taf. 27 Fig. 15 abgebildete von *Agriolimax agrestis*. Ich habe es schon S. 480 beim Durchbruch des Genitalapparats erwähnt. Im übrigen stimmt es mit der Brock'schen fig. 7 und deren Beschreibung überein. Der Penis ist kräftig entwickelt und zeigt an seinem proximalen Ende eine starke Wandverdickung, die Anlage des Reizkörpers.

Die Eiweißdrüse ist als Anschwellung des oberen Teiles des primären Ganges gut kenntlich. Von ihr setzt sich der Zwittergang scharf ab, der in seiner ganzen Länge gebildet ist. Kurz vor der Einmündung des Penis in den Genitalgang tritt die erwähnte Faltenbildung auf, die letzteren in 2 an ihrem vorderen und hinteren Ende sich vereinigende Kanäle mit ungleich großem Lumen teilt.

---

Die nächsten Veränderungen, die sich am Geschlechtsapparat von *Arion* zeigen, bestehen in der Vergrößerung des oberen Atriums und der Abschnürung des einen der beiden Kanäle. Von diesen Vorgängen habe ich in den Figg. 12 und 13 (Taf. 26) Abbildungen gegeben, die ich mir durch graphische Rekonstruktionen aus Schnittserien verschaffte. Bei beiden ist eine enge Vereinigung der 2 Kanäle während ihres ganzen Verlaufes zu konstatieren, ja, bei Fig. 12 ist sie so groß, daß äußerlich von der stattgehabten Teilung des ursprünglichen Lumens in 2 Gänge noch nichts zu sehen ist, wie Fig. 14 zeigt, ein Querschnitt durch Fig. 12 in der Nähe der Schleife. Auf demselben Schnitt ist die vorhin erwähnte, auch von Brock (2, p. 354) konstatierte Verschiedenheit der beiden Lumina deutlich zu sehen. Daß beide echt und nicht etwa beim Schneiden künstlich hervorgerufen worden sind, beweist das Epithel, das sie gegen das indifferente Gewebe abschließt. Während aber bei der Fig. 12 das Atrium ziemlich groß und innen ganz hohl ist — der schwarz eingefasste Teil ist das Lumen des Atriums und in der Verlängerung das des Recept. sem., während das des Ovispermatoduct grau umrandet ist —, hat es auf Fig. 13 kaum an Ausdehnung der Fig. 10 gegenüber zugenommen. Dagegen ist sein Lumen fast ganz von einer von der Wand aus vorspringenden Falte ausgefüllt. Das Rec. sem. setzt sich scharf vom Ovispermatoduct ab. Diese beiden Merkmale, die um so konstanter auftreten, je älter das Stadium ist, zeigen, daß Fig. 12 eine frühere Entwicklungsstufe ist. Die Länge des Receptaculums ist bei den verschiedenen Schnecken ziemlich verschieden. Sie schwankt zwischen 0,15 und 0,25 mm. Die Eiweißdrüse hat nur wenig an Länge zugenommen, hat dagegen ihr Lumen stark vergrößert und zeigt nach einer Seite hin eine Ausstülpung. Dadurch erhält sie eine ähnliche Form wie in der Brock'schen fig. 7. Der Zwittergang, der hier 1,77 mm mißt, zeigt bis auf eine ganz kleine Strecke ungefähr in der Mitte überall ein deutliches Lumen. An der Zwitterdrüse ist außer der Größenzunahme und der



Vergrößerung der Lumina keine Veränderung zu bemerken. Die Geschlechtszellen in den letzteren müssen noch als Spermatogonien aufgefaßt werden. Die Länge des ganzen Genitalapparats kann ich leider nicht angeben, da er infolge der Krümmung des Tieres beim Töten zum Teil schräg angeschnitten ist.

Das nächste Stadium, die Anlage des Vas deferens (Taf. 27 Fig. 16), finde ich ziemlich viel später bei Tieren, bei denen auch der letzte Rest von Eiweiß verschwunden ist. Das ganze Schwanzende des Tieres, vom hinteren Mantelrande an, ist von der definitiven Leber ausgefüllt.

Der ganze Geschlechtsapparat ist auf eine Länge von 4,5 mm herangewachsen. Das untere Atrium ist, wie schon SIMROTH in seinem Versuch einer Naturgeschichte der einheimischen Nacktschnecken (17, p. 234) angibt und auch zeichnet (tab. 10), ziemlich lang. Von ihm setzt sich das obere Atrium, das an Größe bedeutend zugenommen hat, scharf ab. Auch hier finde ich bei einigen Tieren ein großes Lumen, während es bei anderen durch die oben erwähnte vorspringende Falte fast ganz ausgefüllt ist. Das Auftreten dieser letzteren scheint also nicht ganz konstant zu sein. Eine ähnliche Erfahrung, die sich aber auf das Vas deferens bezieht, hat BROCK gemacht, wie schon aus seinen Abbildungen hervorgeht. In fig. 6 zeichnet er die Anlage des Vas deferens. Von einer Spaltung des primären Geschlechtsganges in den „männlichen“ und den weiblichen Gang ist hier noch nichts zu sehen. fig. 7 (2, tab. 22) bildet das Gegenstück dazu. Hier ist die Trennung in die beiden Lumina erfolgt, vom Vas deferens ist aber noch nichts zu erkennen.

Das Receptaculum hat eine Länge von 0,25 mm, liegt aber noch immer dem Ovispermatoduct an. An der Stelle, wo beide in das Atrium münden, finde ich hier eine 0,03 mm lange Ausstülpung, die mit den beiden Gängen nicht parallel läuft, sondern zu deren Ebene etwas geneigt ist. Aus der Lage dieser Ausstülpung zwischen Receptaculum und Oviduct ergibt sich, daß sie die Anlage des Vas deferens resp. der Patronenstrecke ist. Die schräge Richtung scheint dabei auch nicht bedeutungslos zu sein. Durch sie wird schon der Weg festgelegt, auf dem die Anlage weiterwachsen soll, damit das fertige Organ seine richtige Lage um das Receptaculum herum erhält. Allerdings dürften dabei auch noch Wachstumsdifferenzen auf der konvexen und der konkaven Seite mitwirken.

Während die Eiweißdrüse auf diesem Stadium noch dasselbe Aussehen hat wie auf dem vorigen, hat die Zwitterdrüse hier eine große Veränderung erfahren. Deutlich zeigt sich jetzt, entsprechend der definitiven Form, eine Teilung in zwei Partien durch die Arterie. Auch die ungleiche Größe der beiden Teile tritt schon hervor. Auf der einen Seite zähle ich in jedem Schnitte durchweg 4 Acini, während auf der anderen nur einer liegt. Alle zeigen ein Lumen und sind durch ihre Färbung gegen das umliegende Bindegewebe gut abgegrenzt. Einige Acini enthalten nur wenige Spermatogonien, die anderen dagegen sind vollgepfropft davon. Auf die Unterscheidung von Spermatogonien I. und II. Ordnung bin ich nicht eingegangen. Auf S. 482 habe ich, den Angaben PLATNER's (13, p. 604) folgend, gesagt, die Vermehrung im Keimepithel erfolge durch amitotische Kernteilung. Bei diesem Tiere finde ich nun in der Wand des Acinus eine Mitose. Es ist das die einzige, die ich bei allen von mir geschnittenen Zwitterdrüsen an dieser Stelle gefunden habe. Da nun die Weiterentwicklung der Spermatogonien bis zu den Spermatozoen durch mitotische Teilungen vor sich geht (12, p. 567 bis 579) — fast in jedem Schnitte finden sich die verschiedenen Stadien der Mitose —, so würde dieser Fall, wenn man nicht neben direkter Teilung auch gelegentliche indirekte annehmen will, insofern als eine Hemmungsbildung zu betrachten sein, als eine indifferente Geschlechtszelle, die infolge ihrer Lage zu einer Ursamenzelle bestimmt war, nicht aus dem Keimepithel herausgewandert ist, sondern in diesem ihre weiteren Teilungen vornimmt.

Das gleiche Stadium, die Anlage des Vas deferens, habe ich von *Agriolimax agrestis* durch Präparation erhalten (Taf. 27 Fig. 17). Es stellt eine Kombination der BROCK'schen figg. 6 u. 7 dar. Seitlich am proximalen Ende des Penis entspringend, läuft es distalwärts an diesem entlang, um in der Nähe seiner Mündung in den Genitalgang blind zu enden. Bis kurz vor seinem Ende ist überall ein deutliches Lumen vorhanden, wie der Querschnitt (Taf. 28 Fig. 35) zeigt. Ein Zerreißen während der Präparation an irgendeiner Stelle ist hier vollständig ausgeschlossen, da ich das Objekt in eine Schnittserie von 5  $\mu$  zerlegt habe und dabei an keiner Stelle, weder am Ende des Vas deferens noch am Ovispermatoduct, etwas von einer Bruchstelle bemerkt habe. Die Abschnürung des einen Kanals (*rec.*, Fig. 35, Taf. 28) an seinem proximalen Ende ist hier noch nicht erfolgt; beide vereinigen sich noch an ihren Enden zu einem einheitlichen Gange. Die Bildung des *Rec. sem.* scheint also bei der

Ackerschnecke erst ziemlich spät, und zwar als letzte Veränderung des Genitalapparats, vor sich zu gehen, im Gegensatz zu *Arion*, bei dem es sich zuerst anlegt. Jedenfalls stimmt das mit der Angabe BROCK's über den Beginn der Resorption des „männlichen Ganges“ überein.

Auf dem folgenden Stadium, das ich bei einem wenig älteren Tiere fand, sind Patronenstrecke und Vas deferens in ihrer ganzen Länge angelegt. Die vorhin beschriebene Ausstülpung zwischen Receptaculum seminis und Oviduct hat sich verlängert und ist in das Vas deferens übergegangen, das etwas unterhalb vom Ende des Receptaculums in den Oviduct mündet (Taf. 27 Fig. 18).

Wenn es mir auch nicht gelungen ist, Zwischenstadien zwischen diesem und dem vorher beschriebenen Stadium zu finden, so habe ich doch dafür, daß das ganze Organ, Patronenstrecke und Vas deferens, sich aus jener Ausstülpung durch Weiterwachsen entwickelt hat, so schwerwiegende Gründe, daß ich eine andere Bildungsweise für vollständig ausgeschlossen halten muß. Schon sein Verlauf spricht dafür. Vom oberen Atrium aus geht die Patronenstrecke zunächst nach der Fußsohle hin, wendet sich dann in einem Bogen nach oben, wobei sie um den Receptaculumstiel herum läuft, und mündet endlich auf der dem Rücken des Tieres zugekehrten Seite in den Oviduct. Dabei ist letzterer mit dem Receptaculum überall eng verbunden. Eine Abspaltung, wie ROUZAUD sie für die Heliiden angibt, ist hier also vollständig ausgeschlossen, da das Receptaculum sich vor dem Vas deferens angelegt hat. Es könnte also nur noch die Ansicht EISIG's in Betracht kommen, der eine Bildung von zwei Seiten her angibt, wie sie am Zwittergang tatsächlich vorkommt. Dagegen sprechen aber alle bis jetzt bekannt gewordenen Hemmungsbildungen am Genitalapparat von Lungenschnecken, die von HOFFMANN (8, p. 249—253) zusammengestellt und durch einen neuen ergänzt worden sind, und das ist der zweite Grund, den ich für die oben angeführte Bildungsweise anführen kann. Bei keinem dieser Tiere ist nämlich das Vas deferens oder auch nur ein Teil davon als ein Anhang des Ovispermatoducts beschrieben werden, vielmehr ist es immer ein meist blind endigender Schlauch, der mit einem Lumen am Penis beginnt. In zwei Fällen, dem von ASHWORTH (in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 27, 1907) und dem von HOFFMANN selbst beschriebenen, läuft es noch nach Verschwinden des Lumens als solides Band bzw. solider Strang am Penis entlang


weiter, um an der Haut zu inserieren. Auf Grund dieser Verhältnisse muß auch bei *Arion* die Patronenstrecke mit ihrer Verlängerung, dem Vas deferens, als eine Ausstülpung des Atriums betrachtet werden, wie BROCK es für das letztere auch von der Ackerschnecke behauptet hat und wie ich es selbst an dieser Schnecke feststellen konnte. Daß jene Hemmungsbildungen nur an Weinbergschnecken festgestellt worden sind, ist weiter nicht verwunderlich. *Helix pomatia* ist eben, wegen ihrer Größe und der leichten Beschaffungsmöglichkeit, das am häufigsten benutzte Studienobjekt. Aber auch für den Fall, daß bei ihr tatsächlich die meisten Mißbildungen vorkommen, bleiben meine obigen Ausführungen bestehen, denn auf Grund der ontogenetischen Forschungen bestätigt sich immer mehr, daß die einzelnen Teile des Geschlechtsapparats zwar zeitlich verschieden, aber doch alle in derselben Weise, angelegt werden, sei es nun durch Abspaltung oder durch Ausstülpung. Von *Arion emp.* ist mir übrigens bloß ein teratologischer Fall bekannt, der von COLLINGE beschrieben und von SIMROTH, in: BRONN, Klass. Ordn. Tier-Reich (Vol. 4, p. 527) angeführt wird. Da hier jedoch der ganze männliche Teil des Geschlechtsapparats (Epiphallus, Samenleiter, Bursa mit Bursagang und Prostatarinne) fehlt, so kann er weder für noch wider meine Ausführungen ins Feld geführt werden.

Der ganze Genitalapparat ist auf 5 mm herangewachsen. Der größte Teil davon, 2,8 mm, fällt auf den Zwittergang, der noch immer aus einer einschichtigen Wand besteht. Bei den anderen Teilen, ableitenden Wegen, Atrium usw., ist die Epithelschicht, die das Lumen begrenzt, noch von einer mehr oder weniger dicken Schicht indifferenter Zellen umgeben. Das Receptaculum hat an Länge nur wenig zugenommen. Ein starkes Wachstum an der Abtrennungsstelle vom primären Geschlechtsgang, wie SEMPER es auf Grund eines anatomischen Befundes bei *Helix pomatia* beschreibt (15, p. 220), kommt bei *Arion* nicht vor, wäre aber auch bei ihm nicht mit der definitiven Gestalt des Organs in Einklang zu bringen. Während es bei Heliciden im ausgebildeten Zustande, infolge seines langen Stieles, bis zur Eiweißdrüse hinaufreicht, bleibt es bei *Arion* immer kurz (Taf. 26 Fig. 1 u. 2) und überragt kaum die Trennungsstelle des Ovispermatoducts in das Vas deferens und den Oviduct. Das Lumen der Eiweißdrüse, die sich gegenüber dem vorigen Stadium kaum vergrößert hat, weist von jetzt ab eine andere Form auf. War es früher nahezu rund, so sieht es jetzt im Querschnitt verästelt aus. Die indifferenten Zellen haben sich nämlich stark vermehrt und dadurch

das Epithel an verschiedenen Stellen in das Lumen hineingedrängt. Die Zwitterdrüse, an der ich hier zum erstenmal eine pigmentierte Hülle bemerke, hat eine Größe von 0,3 mm erreicht. Neben den Spermatogonien finde ich hier die ersten weiblichen Geschlechtszellen, die Ureier. Von den Ursamenzellen heben sie sich durch Größe und Helligkeit ihres mit stark gefärbtem Nucleolus versehenen Kernes gut ab. Außerdem fallen sie aber auch durch ihren Plasma-reichtum auf.

Die letzten Entwicklungsstadien von der Ackerschnecke habe ich in den Figg. 19 und 20 (Taf. 27) abgebildet. Fig. 19 entspricht der Brock'schen fig. 11 (tab. 23). Am Penis sind alle Teile, die äußerlich sichtbar sind, ausgebildet. An seiner Spitze ist das Flagellum (*fl*) angelegt, das dem vorigen Stadium noch fehlte. Das Vas deferens ist in die Länge gewachsen und mit dem Oviduct in Verbindung getreten. Noch immer ist der später das Receptaculum seminis bildende Gang an seinem proximalen und distalen Ende mit dem Oviduct in Verbindung, jedoch hat sich hier schon eine Veränderung gezeigt. Distalwärts von der Stelle, wo der Samenleiter mit dem Eileiter in Verbindung getreten ist, ist zwischen den beiden Gängen ein Spalt aufgetreten, der nun auch ihre Wandungen voneinander trennt. Was mit diesem weiter geschieht, ergibt sich aus Fig. 20, die den Übergang von Fig. 19 zum fertig ausgebildeten Geschlechtsapparat (Taf. 26 Fig. 4) darstellt. Nach der Zwitterdrüse hin nimmt der erwähnte Spalt mehr und mehr an Länge zu und trennt dadurch den das Receptaculum seminis bildenden Gang auf eine immer größer werdende Strecke, um ihn am proximalen Ende schließlich ganz abzuschneiden. Das ist auf Fig. 20 schon eingetreten. Das etwas verdickte, blinde Ende des Receptaculum seminis liegt noch an der Stelle, an der es von dem Ovispermatoduct abgetrennt wurde. Zur Erlangung der definitiven Form des Receptaculum braucht es nur noch an seinem blinden Ende etwas anzuschwellen. Am Penis zeigt sich an der der Mündung des Receptaculum gegenüberliegenden Wand eine leichte Hervorwölbung (Fig. 19 u. 20 *x*). Ich habe sie nicht weiter verfolgt, jedoch darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß sich hier der von Brock nicht bezeichnete von SEMPER (15, p. 219) für „ein Homologon der büschelförmigen Drüsen und des Liebespfeilsacks gehaltene bohnenförmige Anhang des Atriums und des Penishalses“ anlegt (Taf. 26 Fig. 4 *x*), den

BROCK auf den Entwicklungsstadien als *Receptaculum seminis* bezeichnet.

Mit diesem Stadium ist der Geschlechtsapparat von *Arion* in allen seinen Teilen angelegt. Von jetzt ab beginnt die Differenzierung der indifferenten Zellen in Muskel-, Bindegewebs- und Drüsenzellen, die aber, wie schon im allgemeinen Teil gesagt, normalerweise eine sehr lange Zeit — wenigstens bis zum Juli des auf das Auschlüpfen folgenden Jahres — in Anspruch nimmt. Bevor ich jedoch zu ihrer Beschreibung übergehe, mögen zunächst noch einige Formen des Geschlechtsapparats besprochen werden, von denen ich in den Figg. 21–28 (Taf. 27) Abbildungen gegeben habe. Sie sind alle nach vorherigem Herauspräparieren des Genitalapparats mit Hilfe des Zeichenapparats hergestellt und dann beliebig verkleinert worden. Ich habe die Zeichnungen so geordnet, wie die Objekte nach dem Stadium der Entwicklung aufeinander folgen. Auffallend ist dabei die verschiedene Ausbildung der einzelnen Teile, besonders des Atriums, die aber von einem gewissen Punkte ab verschwindet, wie die Figg. 26, 27 u. 28 schon für das letztere zeigen. Fig. 21 schließt sich gleich an das zuletzt besprochene Stadium an. *Receptaculum* und *Oviduct* sind noch auf der größten Strecke ihres Verlaufes miteinander verbunden, setzen sich aber doch scharf gegeneinander ab, so daß der Querschnitt nachstehende  Form hat. Die Patronenstrecke hat sich stark verlängert und läuft in weitem Bogen um das Atrium herum. Ein ähnliches Stadium stellt Fig. 22 in seitlicher Ansicht dar. Auf beiden Abbildungen ist der *Vas deferens*-Teil des Samenleiters noch ziemlich kurz, aber doch schon mehr oder weniger scharf von dem Patronenstrecken-Teil abgesetzt. Es folgen dann die Figg. 23, 24 — zwei fast gleiche Formen — und 25, bei denen *Receptaculum* und *Oviduct* schon auf eine größere Strecke voneinander getrennt sind. Hier tritt auch schon die Zusammengehörigkeit des ersteren mit dem *Epiphallus* hervor, die um so mehr sich zeigt, je älter das Stadium ist. Von Fig. 26 ab hat das Atrium schon seine definitive Form. Die Mündung des *Oviducts* hat sich an der Unterseite desselben distalwärts verschoben und nimmt dadurch bereits dieselbe Lage ein wie am fertig entwickelten Geschlechtsapparat. Die Verbindung zwischen Samentaschen- und Eileiterwand besteht nur noch auf einer kurzen Strecke, die sich bei Fig. 27 (a Ansicht vom Rücken, b von der Fußsohle her) bloß auf das

kuglig angeschwollene Ende des Receptaculum beschränkt und in Fig. 28 vollständig geschwunden ist.

## VII. Histologie.

Auf dem zuletzt beschriebenen Entwicklungsstadium war der Genitalapparat von *Arion* noch sehr einfach gebaut. Stellenweise, so z. B. auf der ganzen Länge des Zwitterganges, bestand er nur aus einer Schicht radiär gestellter Zellen, an den anderen Stellen war diese Schicht nur noch umgeben mit einem mehr oder weniger dicken Gürtel indifferenter Zellen. Ihre Differenzierung in die definitiven Gewebe beginnt merkwürdigerweise an den Organen zuerst, die sich zuletzt angelegt haben. Eine Reihe von Zeichnungen, die alle dem Stadium der Fig. 28 entnommen sind, möge das beweisen.

Fig. 29 ist ein Schnitt durch das obere Atrium. Zum größten Teil besteht es noch aus indifferenten Zellen. Muskulatur und Bindegewebe, die Hauptbestandteile des definitiven Atriums, sind noch nicht vorhanden, und nichts deutet auf ihre Bildung hin. Das einzige, was sich scharf von den embryonalen Zellen abhebt, ist das Epithel, das das innere Lumen auskleidet. Auf S. 483 habe ich eine Falte erwähnt, die das Lumen des oberen Atriums fast ganz ausfüllt. Diese ist hier schön zu sehen. Wie die Figur zeigt, ist sie in derselben Weise entstanden, wie BROCK die Bildung des Reizkörpers und KLOTZ die des Begattungsgliedes beschreibt und auch zeichnet, als eine von der Wand aus distalwärts gehende Vorwölbung, die auf mehr nach der Mündung des Geschlechtsapparats zu gelegenen Schnitten als ein konischer Zapfen frei in dem Lumen des Atriums liegt. Der Schnitt ist gerade an der Stelle geführt, wo der Eileiter in den Atriumraum mündet. Auf einem mehr proximalwärts gelegenen in Fig. 30 schematisch dargestellten Schnitte sind die Öffnungen aller 3 Gänge sichtbar, des Receptaculum, der Patronenstrecke und des Eileiters. Dieses Bild konnte ich nur dadurch erhalten, daß ich das Atrium schräg anschnitt. Das erklärt auch die verhältnismäßig große Entfernung zwischen Receptaculum und Patronenstrecke, die in Wirklichkeit unmittelbar nebeneinander liegen, wie das geöffnete Atrium (Taf. 26 Fig. 3) zeigt.

Am wenigsten verändert hat sich der Ovispermatoduct (Fig. 31). Er besteht noch ganz aus embryonalem Gewebe, genau wie auf dem vorigen Stadium. Sein Lumen hat allerdings eine andere Form erhalten. Wie im Atrium, so springen hier von der Wand her 2 Falten

vor. Den Spalt (*sp*) zwischen diesen möchte ich auf Grund der epithelialen Anordnung der begrenzenden Kerne als die Anlage der Samenrinne betrachten, ebenso wie ich geneigt bin, die kreisförmige Anordnung der Kerne an einer Stelle (*dr*) mit der Bildung der Prostatadrüse in Zusammenhang zu bringen.

Die Eiweißdrüse hat, wie der Längsschnitt (Fig. 32) zeigt, äußerlich schon die definitive Form erhalten. Bis auf wenige Lumina, die zum Teil auch bleiben, um später bei der Secretion als Ableitungswege zu dienen, ist sie von Zellelementen erfüllt, die, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, sich wenig von denen des Atriums oder des Ovispermatoducts unterscheiden, tatsächlich aber doch schon einige Veränderungen erfahren haben. Das zeigen die Figg. 33 u. 34, zwei mit Immersion gezeichnete Stellen aus Fig. 32. In beiden Abbildungen liegen Kerne verschiedener Größe nebeneinander. Die kleinen entsprechen den indifferenten Kernen der anderen Teile des Geschlechtsapparats, die großen aber (Fig. 33) haben ihr Wachstum beendet und stimmen in Form, Größe und Chromatinreichtum mit denen der ausgebildeten Drüse überein.

Daß selbst in ein und demselben Teile des Geschlechtsapparats die histologische Differenzierung nicht an allen Stellen gleichweit fortgeschritten ist, zeigen die Figg. 36 u. 37 (Taf. 28), Schnitte durch die Patronenstrecke kurz vor ihrer Mündung in das Atrium (Fig. 37) und kurz vor dem Übergang in das Vas deferens (Fig. 36). Deutlich ist an beiden eine äußere und eine innere Schicht zu unterscheiden. Während erstere aber in Fig. 36 überall dieselbe Beschaffenheit zeigt, hat sie in Fig. 37 schon eine Veränderung erfahren, die ich in Fig. 38 stärker vergrößert dargestellt habe. Sie besteht in der beginnenden Muskelbildung. Die Kerne haben sich zum großen Teil abgeflacht und in der Richtung des Verlaufs der späteren Muskeln gestreckt; das Plasma hat sich schon zu langen Fasern angeordnet. Die innere Schicht besteht aus hohen Epithelzellen, die, wie die Falten im Darm, in das Lumen hineinragen und es zum größten Teil ausfüllen. Die Bildung dieser Falten läßt sich leicht verfolgen. Zuerst liegt die Epithelschicht der äußeren Schicht überall glatt an. Durch fortgesetzte Vermehrung der Zellen in der ersteren wird deren Zahl so groß, daß sie nicht mehr nebeneinander Platz finden und, da die äußere Schicht in der Vergrößerung nicht gleichen Schritt mit ihnen hält, in das Lumen hineingedrängt werden. Das Vas deferens, von dem ich keine Zeichnung gegeben habe, zeigt dasselbe Bild wie Fig. 36.



Das Receptaculum seminis ist in der Differenzierung der definitiven Form schon sehr nahe gekommen. Fig. 39 ist ein Querschnitt durch das kuglig angeschwollene Ende, auf der, wie bei der Patronenstrecke, 2 Schichten zu unterscheiden sind. Die äußere, die im Verhältnis zum fertigen Receptaculum hier noch sehr dick ist, zeigt überall die Bildung von Muskeln. Die innere besteht wieder aus Cylinderzellen, die aber nicht in Falten in das Lumen hineinragen, sondern der äußeren Schicht überall aufsitzen.

Am schnellsten entwickelt sich die Zwitterdrüse. Schon äußerlich fällt sie durch die starke Pigmentierung auf, die, auf dem zuletzt beschriebenen Entwicklungsstadium noch kaum sichtbar, ihr hier ein hell- bis dunkelbraunes Aussehen verleiht. Die Zahl der Acini, die alle mehr oder weniger mit Geschlechtszellen verschiedener Entwicklungsstufen angefüllt sind, hat sich stark vermehrt, ist aber, wie auf verschiedenen Schnitten zu sehen ist, noch keineswegs zum Abschluß gekommen. An manchen Stellen wölbt sich das Keimepithel vor und teilt das ursprünglich einheitliche Lumen durch Verschmelzen mit der gegenüberliegenden Wand in 2 Teile. Spermatogonien und Ureier haben wir schon auf dem vorher beschriebenen Entwicklungsstadium gefunden. Hier sind außerdem noch Spermatocyten in verschiedenen Formen vorhanden. Während die Ursamenzellen, die meist mit einem, seltener mit 2 oder gar 3 Nucleolen versehen sind, immer in der Nähe des Keimepithels liegen, findet man die Spermatocyten, die auch ungefähr die doppelte Größe haben, mitten im Lumen. Neben solchen, deren Chromatin in kleinen verästelten Körnchen im ganzen Kern verteilt ist, liegen solche, bei denen es in langen vielfach gewundenen Fäden angeordnet, oder vereinzelt sogar solche, in denen es zu großen Klumpen zusammengeballt (Tetradenbildung) ist, alles Stadien, wie sie BURESCH (5, tab. 29) von *Helix arbustorum* gezeichnet hat. Im Keimepithel wechseln indifferente Keimzellen mit indifferenten Geschlechtszellen ab. Daneben liegen Eizellen in allen Größen mit ihren chromatinreichen Nährzellen. Meistens sind sie von der Form, die PLATNER (13, tab. 30) in fig. 6 zeichnet. Einige haben neben dem Nucleolus noch einen großen Keimfleck, an dem eine hell gefärbte Zone von einer dunkel gefärbten unterschieden ist (corpuscule germinatif und prothyalosome VAN BENEDEN'S), stimmen also mit PLATNER'S fig. 8 überein. Auffallend ist hier die große Zahl der Eizellen. Während man auf älteren Stadien, zu der Zeit, wo man die Spermatozoen findet, nur vereinzelt sieht, finde ich hier fast in jedem Acinus ein oder gar

mehrere, die manchmal so reich an Plasma sind, daß sie den größten Teil des Lumens ausfüllen. Der Frage, wie diese Verschiedenheit zu erklären ist, bin ich nicht näher getreten, jedoch dürften für ihre Erklärung nur 3 Möglichkeiten vorhanden sein, entweder Degenerieren einer Anzahl von Eiern oder Verteilung auf die Acini, wenn diese sich weiter bilden, oder aber beide Faktoren zusammen.

Die folgenden histologischen Zeichnungen, mit Ausnahme der Figg. 46—50, stammen von der Schnecke, die ich im allgemeinen Teile schon wegen ihrer schnellen Entwicklung erwähnt habe und deren Geschlechtsapparat in nichts mehr von dem solcher Tiere abwich, die ich in der Zeit der Copulation tötete. Ich habe gerade diese genommen, weil bei ihr die einzelnen Teile noch unversehrt waren und nicht schon durch ihre Funktion — secretorische Tätigkeit u. dgl. — Veränderungen erfahren hatten.

Von dem oberen Atrium habe ich schon 2 Abbildungen gegeben (Taf. 26 Fig. 2 u. 3) und verweise auf die Beschreibung S. 475. Der histologische Bau ist ein ganz einfacher. Entsprechend ihrer späteren Funktion bestehen Zunge und Wand, die bei der Copulation ausgestülpt und durch Blutdruck stark aufgetrieben werden, fast ausschließlich aus kräftigen Muskelfasern, die in einzelnen Zügen sowohl rings um das Atrium herum als auch der Länge nach an ihm vorbei laufen.

Fig. 40 stellt einen Querschnitt durch den fertigen Ovispermatoduct dar. Den größten Teil davon nimmt die Prostata ein. Sie besteht aus einer Anzahl von kleinen runden Einzeldrüsen, deren voluminöse Zellen radiär gestellt sind und deren Kerne alle an der äußeren Wand liegen. In jeder dieser Einzeldrüsen befindet sich zur Ableitung der Secrete ein zentraler Kanal. Das lange, schmale Lumen des Ovispermatoducts läuft zum Teil am Rande vorbei, zum Teil dringt es nach der Mitte zu vor. Schon durch das begrenzende Epithel sind daran zwei Teile zu unterscheiden. Der eine mit der Wand parallel laufende hat auf der einen Seite ein kubisches, auf der anderen ein nicht sehr hohes Cylinderepithel, auf dem nach außen hin eine mit vereinzelter Muskelfasern durchsetzte Bindegewebsschicht lagert. Es ist das der Oviduct, durch den die Eier vor der Ablage von der Zwitterdrüse hinuntersteigen. Durch Faltenbildung auf der Seite des Cylinderepithels wird die Möglichkeit gegeben, das Lumen zu vergrößern und dadurch Raum für die immerhin großen Eier zu schaffen. Der andere Teil dagegen, der Sperma-

to duct, in den der Eileiter in scharfem Bogen übergeht und der dann mit diesem, nur durch eine lange schmale Zunge getrennt, ungefähr parallel läuft, wird von einem hohen mit starken Wimpern besetzten Cyliinderepithel ausgekleidet. Von der Zeit der Geschlechtsreife ab ist dieser Teil immer mit einem Secret angefüllt, in dem sich große Mengen von Spermatozoen befinden. Auf beiden Seiten der Samenrinne, besonders aber auf der nach dem Oviduct zu gelegenen, finden sich zu allen Zeiten, selbst dann schon, wenn in der Rinne noch nichts von Samen zu sehen ist, große Secretansammlungen, die sich mit Hämatoxylin-DELAFIELD intensiv blau und mit Eisenhämatoxylin blauschwarz färben und in dünnen Strängen zwischen den Wimperzellen hindurch bis zu dem Lumen reichen. Daß hier eine reiche Secretabsonderung nötig ist, ist verständlich, wenn man bedenkt, daß das Sperma manchmal sehr lange im Samenleiter verweilen muß, ohne dabei seine Lebensfähigkeit verlieren zu dürfen. Wie es kommt, daß der Samen immer im Spermatoduct bleibt und nicht auch in den Oviduct hinübergelangt, ist noch eine strittige Frage. Ich möchte es neben der Tätigkeit der Geißeln, die ich immer nach dem Lumen des Samenleiters gerichtet fand, zum Teil auch der Zähflüssigkeit des den Samen zusammenhaltenden Secrets zuschreiben. Schneidet man nämlich an dem frisch präparierten Geschlechtsapparat einer fortpflanzungsfähigen Schnecke den Zwittergang durch, so ergießt sich sogleich daraus eine grauweiße Flüssigkeit, die, unter dem Mikroskop betrachtet, voll von Sperma ist. Etwas Ähnliches habe ich aber beim Durchschneiden des Ovispermatoducts nie beobachtet, trotzdem, wie ich nachher an Schnitten feststellte, der ganze Samengang mit Sperma vollgepropft war. Der wichtigste Grund für das alleinige Vorkommen des Samens im Samenleiter dürfte in einer Eigenschaft liegen, die erst vor einigen Jahren von KÜNKEL festgestellt worden ist. Es ist dessen vollständige Unfähigkeit, aktive Bewegungen auszuführen. Obwohl KÜNKEL den verschiedensten Teilen des Genitalapparats von *Arion emp.*, der Zwitterdrüse, dem Samengang, dem Vas deferens und dem Epiphallus, ja, sogar der Spermatophore Samen entnahm und in der Körperflüssigkeit untersuchte, konnte er keine aktive Bewegung daran feststellen, selbst dann nicht, wenn er Methylorange zusetzte, auf das die Spermatozoen von *Limax* lebhaft reagierten (10, p. 444–445). Nur bei Zusatz von Wasser rollten sich die Samenfäden vom Schwanzende her ein und blieben so lange in dieser Lage, bis sich das Wasser mit der Körperflüssigkeit ver-

mischt hatte. Dann begann wieder ein langsames, ruckweises Aufrollen.

Von KÜNKEL wurde diese Beobachtung zur Lösung einer wichtigen Streitfrage benutzt. Schon häufiger hatte man beobachtet, daß Eier und Samen eines Tieres zusammen in der Befruchtungstasche (MEISENHEIMER) lagen, und man fragte sich, wodurch hier die Selbstbefruchtung verhindert werde. Bereits 1851 hatte GRATIOLET die Behauptung aufgestellt, daß das Sperma auf seinem Abstieg noch nicht reif sei. Um die Befruchtungsfähigkeit zu erlangen, müsse es zuerst noch eine Formveränderung durchmachen. Worin diese bestand, blieb noch lange unbekannt, bis KÜNKEL sie auf Grund obiger Beobachtung feststellte. Wenn der Schwanzfaden, so sagte er sich, nicht fähig ist, aktive Bewegungen auszuführen, so hat er auch keinen Wert für das Eindringen des Samens in das Ei, es sei denn, daß er im Receptaculum diese Fähigkeit erlangte. Systematisch zu allen Zeiten nach der Copulation angestellte Untersuchungen führten ihn zu des Rätsels Lösung. Er fand nämlich, daß der Schwanzfaden im Receptaculum vollständig aufgelöst wird, eine Tatsache, die ich schon häufiger beobachtet hatte, ehe ich KÜNKEL's Arbeit kannte, jedoch nicht zu erklären wußte. Für die Befruchtung ist also notwendige Bedingung, daß das Sperma in das Receptaculum gelangt und obige Veränderung erfährt. Selbstbefruchtung tritt auch nur dann ein, wenn das eigene Sperma den Weg in das Receptaculum gefunden hat, und das ist nicht nur bei Schnecken mit getrennten Geschlechtsöffnungen — den Basommatophoren — möglich, sondern bei allen Lungenschnecken, wie KÜNKEL durch Zuchtversuche an Arioniden und Limaciden feststellen konnte.

Die Eiweißdrüse (Fig. 41) hat im Querschnitt ein ähnliches Aussehen wie die Drüse des Ovispermatoducts. Auch sie besteht aus einer Anzahl Einzeldrüsen, deren Zellen radiär angeordnet sind und je einen zentralen Kanal zur Ableitung der Secrete umschließen. Jedoch sind hier die Elemente, sowohl Zellen als auch Kerne, bedeutend größer. An letzteren fällt auch der stark gefärbte, große Nucleolus auf. Außer den Kernen finde ich in den einzelnen Lobuli unregelmäßig verteilte Körnchen, die mit Hämatoxylin-DELAFIELD sich stark, mit Eisenhämatoxylin dagegen gar nicht färben. Sie werden wohl als Produkte der Secretion zu betrachten sein, die hier schon begonnen hat. Aufmerksamkeit verdienen vielleicht auch noch einige von den großen Kernen, die neben unregelmäßiger Form auch keine scharfen Konturen mehr aufweisen. Vielleicht sind sie nur

angeschnitten, vielleicht sind sie aber auch infolge der Beteiligung ihres Chromatins an der Secretbildung in Zerfall begriffen. Im letzteren Falle ließe sich auch ihre geringe Zahl erklären, die dann auf die kaum begonnene Secretion zurückzuführen wäre. Jedenfalls werde ich auch dieser Frage noch unter Anwendung spezieller Färbemethoden näher treten, sobald mir frisches Material zur Verfügung steht.

Inzwischen ist nun eine Arbeit von KRAHELSKA erschienen (18), in der die im histologischen Bau der Eiweißdrüse von Heliciden durch Hunger, funktionelle Erschöpfung und Winterruhe hervorgerufenen Veränderungen behandelt werden. Wenn auch die Bilder, die ich von der Eiweißdrüse eines gegen Ende der Eiablage getöteten *Arion* erhielt, nicht mit den durch KRAHELSKA von Heliciden gegebenen übereinstimmen — wenigstens soweit sie die Kerne betreffen —, so habe ich doch die Verhältnisse hier nicht weiter untersucht, sondern mich damit begnügt, in den Figg. 46 u. 47 (Taf. 29) Abbildungen zweier Stellen aus dieser Drüse zu geben, bei denen die durch Eiweißabgabe bei der Eiablage hervorgerufenen Veränderungen verschieden weit vorgeschritten sind. Am deutlichsten treten diese Veränderungen hervor, wenn man noch Fig. 41 Taf. 28 zum Vergleiche heranzieht. Alle 3 Figuren sind in derselben Vergrößerung hergestellt. Während in Fig. 41 die Zellen der einzelnen Drüsentubuli auf den Schnitten eine gleichmäßige, höchstens am Außenrande, da wo die Kerne liegen, etwas intensivere amphichromatische (d. h. blaurote bei Verwendung von Hämatoxylin-Eosin) Färbung aufweisen und mehr oder weniger zahlreiche basophile Granula — die oben erwähnten stark gefärbten Körnchen — einschließen, ist in Fig. 46 nur noch der am Rande der Tubuli gelegene Teil des Zellinhalts vorhanden, der nach dem Lumen des ableitenden Kanälchens zu gelegene — in Fig. 41 weniger stark gefärbte — Teil aber bis auf wenige Reste verschwunden. Auch von den Granula sind nur einige übrig geblieben. Centrotubulöses Syncytium (*csc*) und Drüsenkerne dagegen sind noch ziemlich gut erhalten. Allerdings sind letztere etwas intensiver gefärbt als in Fig. 41 und ähneln dadurch den von KRAHELSKA in fig. 28 u. 30 dargestellten Kernen aus der Eiweißdrüse hungernder Schnecken. Wachstum der Kerne und Abnahme ihres Chromatins, nach KRAHELSKA Folgen der funktionellen Tätigkeit der Eiweißdrüse (p. 603), habe ich hier nicht gefunden. Fig. 47 endlich stellt das Extrem der Veränderung dar. Centrotubulöses Syncytium und der daran anstoßende Teil der Drüsen-

zellen sind hier, wie KRAHELSKA es auch von Heliciden schildert (p. 610) und in fig. 34 abbildet, verschwunden, und an ihrer Stelle sowie zwischen den noch vorhandenen radiär verlaufenden Zellwänden liegen spärliche Reste oxychromatischen Cytoplasmas. Auch der in Fig. 46 noch verhältnismäßig breite Rand amphichromatischen Plasmas ist fast vollständig verbraucht und ist nur in der Nähe der Kerne deutlich erkennbar. Letztere endlich, die zu kleinen gleichmäßig blau gefärbten Gebilden zusammengeschrumpft sind, werden sich wohl in nichts mehr von den von KRAHELSKA p. 575 erwähnten „strukturlosen homogen gefärbten Klumpen“ unterscheiden.

Die Erklärung für das verschiedene Verhalten der Eiweißdrüsenkerne während der Eiablage bei *Arion* und *Helix* scheint mir nicht schwer zu sein. Wie schon oben angegeben worden ist, lebt *Arion* nur 1 Jahr, legt nach erlangter Geschlechtsreife in mehreren Intervallen die Eier ab und stirbt dann. Die Heliciden dagegen leben mehrere Jahre lang und kommen dadurch mehrere Male zur Eiablage. Dazu muß aber die Eiweißdrüse funktionsfähig bleiben oder sich nach eingetretener Erschöpfung regenerieren können, eine Fähigkeit, die nach KRAHELSKA's Untersuchungen den Heliciden tatsächlich zukommt. Bei *Arion* dagegen hat die Eiweißdrüse nach der Eiablage ihren Zweck erfüllt, kann daher auch degenerieren, und es scheint mir gerade bezeichnend zu sein, daß dabei dieselben Kernveränderungen auftreten wie bei Heliciden, die durch ein mehrere Monate dauerndes Hungern dem Tode nahe gebracht sind.

Das Receptaculum seminis hat sich gegenüber dem vorigen Stadium nicht mehr viel verändert. Die äußere Gewebeschicht ist infolge der starken Anschwellung des Organs hier bedeutend dünner und besteht nur aus kräftigen Muskelfasern. In Fig. 42 ist ein Stück aus der Wand abgebildet. Das ganze hat ungefähr das Aussehen wie fruktifizierender Köpfchenschimmel. Auf der Muskelschicht stehen hohe, schmale, mit dicken Kernen versehene Zellen, die an ihrer Spitze in einen dünnen Plasmastrang übergehen, dann aber plötzlich zu dicken Kugeln anschwellen. Dasselbe Bild findet sich auch bei Würmern und zwar am selben Organ, dem Receptaculum. Nachdem die Kugeln eine bestimmte Größe erreicht haben, lösen sie sich von dem dünnen Plasmastiel ab und schwimmen noch einige Zeit unter Beibehaltung ihrer Form im Receptaculum herum. Schließlich löst sich auch noch ihre Plasmamembran auf, und schon bald nach dem Beginn der Secretion ist das ganze Receptaculum mit dem in den Kugeln enthaltenen Secret angefüllt, das zur Erhaltung der

Lebensfähigkeit der Spermatozoen während ihres Aufenthaltes im Receptaculum dient. Kurz nach der Copulation findet man in ihm außer den Spermatozoen die Reste der Spermatophore, die aber nach und nach resorbiert werden. Bis zur Zeit der Eiablage haben auch die Spermatozoen die notwendigen Veränderungen erfahren, so daß man dann nur noch Spermatozoenköpfe vorfindet. Der Stiel des Receptaculums (Fig. 43, Taf. 28, schematisch) weist denselben histologischen Bau auf wie die Patronenstrecke. Nur finden sich an dem etwas mehr gefalteten Epithel statt der Wimpern dieselben durch secretorische Tätigkeit entstandenen kugligen Anschwellungen wie im Receptaculum selbst.

Die nächste Abbildung (Fig. 44) ist ein Schnitt durch die Patronenstrecke in der Nähe ihrer Mündung in das obere Atrium. Die Falten, die schon auf dem vorigen Stadium weit in das Lumen hineinragten, haben hier noch an Zahl und Größe zugenommen. Dadurch haben sie die Oberfläche des Lumens nicht unbedeutend vergrößert und die Patronenstrecke befähigt, in kurzer Zeit das zur Bildung einer Spermatophorenhülle nötige Secret abzuschneiden, eine Notwendigkeit, die durch Gründe verschiedener Art — Fehlschlagen der gegenseitigen Begattung, durch Artgenossen oder andere Tiere gestörte Copulation u. dgl. — bedingt ist. Das innere Epithel ist hier noch mit einem Überzug feiner Wimpern versehen. Von der Muskelschicht wird es durch lockeres Bindegewebe getrennt. Erstere, die hier gerade wie im Atrium aus Ringmuskeln besteht, wird nur an einigen Stellen von Längsmuskeln unterbrochen. Das Vas deferens zeigt dieselbe Anordnung der Gewebeschichten. Allerdings ist das Bindegewebe hier spärlicher vertreten, fehlt stellenweise sogar vollständig, z. B. da, wo die Epithelschicht an die Muskelschicht stößt (Fig. 45). Auch die Zahl der Epithelfalten ist hier bedeutend geringer.

Der Zwittergang der geschlechtsreifen Schnecke besteht in seiner ganzen Länge aus zwei Schichten, einer inneren bewimperten Epithelschicht und einer äußeren dünnen Bindegewebsschicht. Die Zellen der ersteren haben in dem oberen gestreckten Teile des Zwitterganges eine kubische Gestalt, in dem unteren geschlängelten Teile sind sie mehr cylindrisch. In beiden Teilen sind aber ihre Kerne gleich. Immer findet man nach Eintritt der Geschlechtsreife den Gang mit Sperma angefüllt. Während der Zeit des Samenabstieges gehen an den Epithelzellen verschiedene Veränderungen vor sich. Zeigten sie ursprünglich überall eine gleich starke Färbung ihres Plasmas, so tritt nach einiger Zeit an einer Stelle eine Abnahme

der Intensität der Färbung auf, die sich über die ganze Epithelschicht ausbreitet und auf Plasmaverlust der Zellen zurückzuführen ist. Schließlich ist das Plasma ganz verschwunden, und von dem Epithel sieht man nur die Grenzen der früheren Zellen und mitten darin die Zellkerne, die aber auch stellenweise fehlen können (Taf. 29 Fig. 48). Vielleicht geht hiermit bei einigen Schnecken eine starke Volumveränderung der Kerne des Epithels Hand in Hand. So fand ich sie bei einer Ackerschnecke auf der einen Seite des Zwitterganges etwa in der Größe der bei *Arion* vorkommenden, auf der anderen Seite des Schnittes aber nahmen sie das 2—3fache dieses Volumens ein. In Fig. 49, Taf. 29 habe ich eine Abbildung davon gegeben. Was zunächst die Wimpern des Epithels anbetrifft, so habe ich sie nur auf der Seite gezeichnet, wo die kleinen Kerne liegen. Ob sie auf der anderen Seite des Ganges vollständig fehlen, kann ich nicht sagen, da der Zwittergang, von dem diese Abbildung stammt, mit Sperma ganz ausgefüllt war. Das Epithel selbst zeigt die vorher angeführte Verschiedenheit der Kerne und außerdem Zellen, in denen der Kern vollständig fehlt. Ob nun die großen oder die kleinen Kerne hier die ursprünglichen waren, habe ich nicht untersucht, jedenfalls bereiten aber alle diese Veränderungen den Abstieg der Eier vor. PEREZ (11) hat sie bei *Helix pomatia* genauer untersucht und beschreibt sie folgendermaßen:

„Il, l'épithélium, se détache en bloc et on le voit former autour du sperme désorganisé une enveloppe confuse, plus ou moins diffuse, où les noyaux persistent plus longtemps que les corps cellulaires ainsi que l'on voit dans les spermatozoïdes la tête résister mieux que le filament caudal. Au terme de cette double régression, quand le sperme et l'épithélium sont complètement résorbés le canal efférent est vide, et le chemin est ouvert aux ovules.“

Ein Loslösen der Epithelschicht habe ich bei *Arion* nicht beobachtet, glaube aber nicht, daß es bei dieser Schnecke vorkommt. Denn in dem Zwittergang, von dem ich ein Stück in Fig. 48, Taf. 29 abgebildet habe, war das Epithel noch überall vorhanden, trotzdem die Schnecke schon Eier abgelegt hatte. Nur fehlte, wie schon oben bemerkt, in den Zellen das Plasma, und dann waren die in das Lumen des Zwitterganges hineinragenden Wimpern stellenweise abgebrochen.

Da *Arion empiricorum* protandrisch ist, so ist die Zwitterdrüse bei Eintritt der Geschlechtsreife mit männlichen Geschlechtselementen aller Entwicklungsstadien angefüllt. An Zahl überwiegen die Sper-



matozoen, die zu mehreren Büscheln vereinigt in jedem Acinus zu finden sind. Überall stoßen sie mit ihrem Kopfende an große Nährzellen, die alle mehr oder weniger Merkmale der Degeneration zeigen. Daneben liegen in größerer Zahl Spermatiden, deren Kerne teils rund, teils uhrglasförmig gebogen sind, also schon im Begriff stehen, sich in die Spermatozoenköpfe umzugestalten. Eizellen sind wenige, nicht einmal in jedem Acinus eine vorhanden. Ihre Zahl nimmt erst kurz vor der Copulation zu, während die männlichen Elemente dann zu degenerieren anfangen. Fig. 50, Taf. 29 zeigt einen Schnitt durch die Zwitterdrüse eines um diese Zeit getöteten *Arion*. Außer den Eizellen (*ei*) und einigen quer getroffenen Spermatozoenköpfen (*spr*) finden sich darin nur noch sehr wenige gut erhaltene Spermatocyten, während der größte Teil der männlichen Geschlechtselemente zwar noch regelmäßig gestaltet ist, aber doch schon in der gleichmäßigen Färbung der Kernsubstanzen die begonnene Degeneration anzeigt. Nur die fertigen Spermatozoen gelangen nach BÜRESCH's Angaben (5, p. 338) noch in die Penistasche und können dort eine neue Spermatophore bilden. Bei Arionen, die ich während der Eiablage tötete, waren die Acini der Zwitterdrüse fast ganz leer. Außer einigen Spermatozoen lagen hier und da größere und kleinere mit Hämatoxylin-DELAFIELD intensiv gefärbte, unregelmäßig gestaltete Gebilde, die Reste der Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden. Auch das Keimepithel war stellenweise schon verschwunden und zeigte an Stelle der früheren Kerne nur noch deren Reste. An den Stellen aber, wo die Eier lagen, war es noch erhalten und schloß diese durch die Follikelmembran gegen das Lumen der Acini ab. Erst wenn auch hier die Degeneration eingesetzt hat, werden die Eier frei, fallen in das Lumen des Acinus, können befruchtet werden und nach außen gelangen.

### VIII. Zusammenfassung.

Die Ausführungsgänge des Genitalapparats von *Arion emp.* entstehen nach den Angaben von PAUL HEYDER aus einer Einstülpung der Mantelhöhle. Da letztere aus dem Ectoderm hervorgeht, so ist damit auch die ectodermale Herkunft des ausführenden Teiles des Geschlechtsapparats bewiesen.

Die Zwitterdrüse, die sich getrennt von den ableitenden Wegen anlegt, ist nach den übereinstimmenden Angaben aller neueren Forscher mesodermalen Ursprungs.

Entgegen den Angaben HEYDER's für *Arion* entstehen bei *Agrio-*

*limax agr.* nach BROCK die Ausführgänge im Mesoderm und treten erst spät mit dem Ectoderm in Verbindung. Die erste Anlage konnte ich bei dieser Schnecke nicht untersuchen, stellte jedoch fest, daß entgegen den Angaben BROCK's der Durchbruch des Genitalapparats nach außen schon sehr früh erfolgt.

Die Eiweißdrüse entsteht, wie schon ROUZAUD, BROCK und KLOTZ angegeben haben, aus einer Ausstülpung des proximalen Endes des primären Geschlechtsganges.

Oberhalb des Tentakelretractors zeigt sich bei *Arion* an dem Gange schon bald eine leichte Vergrößerung des Lumens, die Anlage des oberen Atriums. Zur selben Zeit wird auch die Verbindung der Zwitterdrüse mit den ableitenden Wegen durch Bildung des Zwitterganges von 2 Seiten aus, der Zwitterdrüse und dem Ovispermatoduct, hergestellt, ein Vorgang, der schon von BROCK und KLOTZ beobachtet worden war.

Oberhalb des oberen Atriums treten sowohl von der dem Rücken als auch von der der Sohle des Tieres zu gelegenen Seite des Genitalganges Falten in dessen Lumen hinein und teilen dieses in 2 ungleich weite Kanäle. Der eine von diesen wird schon bald an seinem proximalen Ende abgeschnürt. Durch Anschwellen an seinem blinden Ende wird er zum Receptaculum seminis.

Bei etwas älteren Tieren zeigt sich zwischen der Mündung der beiden Kanäle in das obere Atrium eine Ausstülpung, die erste Anlage des Vas deferens bzw. der Patronenstrecke. Sie wächst an ihrer Spitze weiter, geht in einem Bogen um den Receptaculumstiel herum und vereinigt sich auf der dem Rücken des Tieres zugelegenen Seite des Genitalapparats mit dem Oviduct zum Ovispermatoduct.

Die gleiche Entstehung des Vas deferens aus einer Ausstülpung des Penis findet sich bei *Agriolimax agr.*, wie auch schon von BROCK angegeben ist.

Die Abschnürung des Receptaculum seminis an seinem proximalen Ende erfolgt aber hier im Gegensatz zu *Arion* erst sehr spät, nachdem schon alle Teile des Geschlechtsapparats angelegt sind. Dabei ist die Teilung des primären Genitalganges in 2 Kanäle, den Oviduct und das Receptaculum seminis, zur selben Zeit eingetreten wie bei *Arion*.

Zu einer nicht bestimmten Zeit, spätestens aber nach der Bildung der Patronenstrecke und des Vas deferens, wächst bei *Arion* von der Wand des Atriums eine Falte in dessen Lumen hinein und

füllt es zum größten Teil aus. Sie wird später zu der sogenannten Zunge.

Die Differenzierung des embryonalen Gewebes des Genitalapparats nimmt eine sehr lange Zeit in Anspruch. Sie beginnt an den Teilen zuerst, die sich zuletzt angelegt haben, an der Patronenstrecke und dem Receptaculum seminis. Am schnellsten entwickelt sich die Zwitterdrüse.

Zum Schlusse kann ich nicht unterlassen, auch an dieser Stelle allen denen meinen herzlichen Dank auszusprechen, die mich bei obiger Arbeit in irgendeiner Weise unterstützt haben. Vor allem gebührt dieser Dank meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. H. LUDWIG für das meinen Studien stets entgegengebrachte Wohlwollen und Interesse, sowie Herrn Prof. Dr. W. VOIGT für manche wertvollen Ratschläge und Anregungen. Endlich danke ich auch nochmals Herrn Dr. BURESCH und Herrn Prof. ROUZAUD, die mir in liebenswürdiger Weise ihre Arbeit im Separatdruck übersandten.

---

## Literaturverzeichnis.

1. BAUDELLOT, M., 1863, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques Gastéropodes, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 19, p. 135—222, 268—289.
2. BROCK, J., 1886, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, p. 333—389.
3. —, 1889, Bemerkungen über die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Pulmonaten, *ibid.*, Vol. 48, p. 84—86.
4. SIMROTH, Mollusken, in: BRONN, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 3, 1912.
5. BURESCH, IW., 1911, Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten, in: Arch. Zellforsch., Vol. 7, Hft. 3, p. 314—343.
6. EISIG, HUGO, 1869, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Lymnaeus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 19, p. 297—329.
7. HEYDER, PAUL, 1909, Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arionen. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Urniere und Niere, des Pericards und Herzens, *ibid.*, Vol. 93, p. 90—156.
8. HOFFMANN, E., 1912, Beiträge zur Teratologie der Schnecken, in: Zool. Anz., Vol. 39, p. 249—259.
9. KLOTZ, J., 1889, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Lymnaeus, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 23, p. 1—40.
10. KÜNKELE, C., 1911, Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei Nacktschnecken, in: Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, 83. Vers., p. 437—448.

11. PÉREZ, I., 1889, Sur la descente des ovules dans le canal de la glande hermaphrodite chez les Hélices, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 6, p. 365—367.
  12. PLATNER, G., 1885, Über die Spermatogenese bei Pulmonaten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25, p. 564—580.
  13. —, 1886, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten, ibid., Vol. 26, p. 599—621.
  14. ROUZAUD, H., 1885, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites, Montpellier.
  15. SEMPER, C., 1887, Über BROCK'S Ansichten über Entwicklung des Molluskengenitalsystems, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 8, p. 213—222.
  16. SIMROTH, H., 1887, Über die Genitalentwicklung der Pulmonaten und die Fortpflanzung von *Agriolimax laevis* [Kritik der BROCK'schen Arbeit], in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, p. 646—663.
  17. —, 1885, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten, ibid., Vol. 42, p. 203—366.
  18. KRAHELSKA, M., 1913, Drüsenstudien. Histologischer Bau der Schneckeneiweißdrüse und die in ihm durch Einfluß des Hungers, der funktionellen Erschöpfung und der Winterruhe hervorgerufenen Veränderungen, in: Arch. Zellforsch., Vol. 9, p. 552—622.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen, bei denen die Vergrößerung angegeben ist, sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat der Firma ZEISS hergestellt.

<i>ä. h</i> äußere Haut	<i>oa</i> oberes Atrium
<i>ä. m. sch</i> äußere muskulöse Schicht	<i>öff. oa</i> Öffnung des oberen Atriums
<i>b. gew</i> Bindegewebe	<i>osp</i> Ovispermatoduct
<i>b. gew. sch</i> Bindegewebsschicht	<i>ovid</i> Oviduct
<i>c. sc</i> centrotubulöses Syncytium	<i>p</i> Penis
<i>dr</i> Drüsen	<i>pstr</i> Patronenstrecke
<i>dr. r</i> Drüsenring	<i>rec. sem</i> Receptaculum seminis
<i>ei</i> Eier	<i>rmsch</i> Ringmuskelschicht
<i>ei. dr</i> Eiweißdrüse	<i>spe</i> Spermatocyten
<i>eiw</i> Eiweiß	<i>spz</i> Spermatozoen
<i>fl</i> Flagellum	<i>t</i> Tentakel
<i>gg</i> Genitalgang	<i>ut</i> Uterus
<i>h. e</i> Hautepithel	<i>vd</i> Vas deferens
<i>i. e. sch</i> innere Epithelschicht	<i>ves</i> Vesicula seminalis
<i>k. e</i> Keimepithel	<i>z</i> Zunge
<i>lz</i> Leberzellen	<i>zd</i> Zwitterdrüse
<i>m</i> Mantel	<i>zg</i> Zwittergang
<i>n</i> Nerv	

### Tafel 26.

Fig. 1. Genitalapparat von *Arion empiricorum* FÉR. nach SIMROTH, jedoch mit umgeändertem Atrium.

Fig. 2. Oberes Atrium mit ableitenden Wegen und Receptaculum seminis aus Fig. 1. Der Oviduct ist durchschnitten zur Veranschaulichung des Verlaufes des Vas deferens.

Fig. 3. Oberes Atrium geöffnet. Die Mündungen des Rec. sem. und der Patronenstrecke sind sichtbar, die des Oviducts nicht.

Fig. 4. Distaler Teil des Genitalapparats von *Agriolimax agrestis* L. nach BROCK.

Fig. 5. Zwitterdrüse eines aus dem Ei geschnittenen *Arion*, umgeben von mesodermalem Bindegewebe. ca. 550:1.

Fig. 6. Querschnitt durch das ganze Tier zur Veranschaulichung der Lage der in Fig. 5 abgebildeten Zwitterdrüse. Fig. 5 ist spiegelbildlich zu denken. ca. 78:1.

Fig. 7. Mündung des Genitalganges nach außen. ca. 154:1.

Fig. 8. Mündungsstelle des Genitalganges aus Fig. 7 stärker vergrößert. ca. 550:1.

Fig. 9. Der Genitalgang im folgenden Schnitt. ca. 694:1.

Fig. 10. Genitalgang eines eben ausgeschlüpften *Arion* (distaler Teil). Die Figur ist nach einer graphischen Rekonstruktion verkleinert.

Fig. 11. Zwitterdrüse dieses Tieres, die, wie ein Vergleich der Vergrößerungen dieser Figur mit der der Fig. 5 zeigt, sich stark vergrößert hat. ca. 347:1.

Fig. 12 u. 13. Distaler Teil des Genitalapparats zweier etwas älterer Schnecken; wie Fig. 10 nach Rekonstruktionen verkleinert.

Fig. 14. Querschnitt durch Fig. 12 in der Nähe der Schleife. Von der Spaltung des Lumens des Genitalganges in Oviduct und Receptaculum seminis ist äußerlich noch nichts zu sehen. ca. 347:1.

## Tafel 27.

Fig. 15. Distaler Teil des Genitalapparats einer jungen Ackerschnecke. Oberhalb des Penis ist das Lumen des Ganges schon in Oviduct und Receptaculum seminis geteilt. Das Objekt wurde durch Präparation gewonnen, mit Hilfe des Zeichenapparats gezeichnet und dann verkleinert.

Fig. 16. Genitalapparat eines jungen *Arion*, der als Ausstülpung zwischen Oviduct und Receptaculum seminis die Anlage der Patronenstrecke zeigt. Nach einer Rekonstruktion verkleinert.

Fig. 17. Das auf Fig. 15 folgende Stadium des Geschlechtsapparats von *Agriolimax agrestis*. Anlage des Vas deferens als Ausstülpung des Penis.

Fig. 18. *Arion empiricorum*. Die Patronenstrecke hat durch Längenwachstum das Vas deferens gebildet, das um den Receptaculumstiel herumfließt und sich mit dem Oviduct zum Ovispermatoduct vereinigt. Verkleinerte Rekonstruktion.

Fig. 19. Das entsprechende Stadium von der Ackerschnecke: Vereinigung des Vas deferens mit dem Oviduct. Ferner Ausstülpung des Flagellums und Anlage des bohnenförmigen Penisanhanges  $\alpha$ . In der Nähe des Penis entsteht zwischen Receptaculumstiel und Oviduct ein Spalt.

Fig. 20. *Agriolimax agrestis*. Vergrößerung des in Fig. 19 aufgetretenen Spaltes, Abschnürung des Receptaculum seminis am proximalen Ende.

Fig. 21—28. Verschiedene Typen des distalen Teiles des Genitalapparats junger Arionen. Fig. 21 ca. 80:1, die übrigen Figuren verkleinert. Alle Objekte wurden durch Präparation gewonnen.

Fig. 29. Oberes Atrium von Fig. 28 quer. ca. 78:1.

Fig. 30. Dasselbe etwas mehr proximalwärts getroffen mit den Mündungen des Oviduct, des Receptaculum seminis und der Patronenstrecke. ca. 78:1.

Fig. 31. Ovispermatoduct desselben Tieres quer. Bildung des Oviduct, des Spermatoduct und der Prostata Drüsen. ca. 78:1.

Fig. 32. Eiweißdrüse desselben Tieres längsgeschnitten. ca. 78:1.

Fig. 33 u. 34. Zwei Stellen aus Fig. 32. 1100:1.

#### Tafel 28.

Fig. 35. Schematischer Querschnitt durch den in Fig. 17 abgebildeten Geschlechtsapparat einer Ackerschnecke. ca. 80:1.

Fig. 36. Querschnitt durch die Patronenstrecke des in Fig. 28 abgebildeten jungen *Arion* in der Nähe des Vas deferens. ca. 80:1.

Fig. 37. Querschnitt durch dieselbe Patronenstrecke in der Nähe des oberen Atriums. ca. 180:1.

Fig. 38. Stück aus Fig. 37. 1100:1.

Fig. 39. Schnitt durch das Receptaculum seminis derselben Schnecke. ca. 347:1.

Fig. 40. Ovispermatoduct eines geschlechtsreifen *Arion*. ca. 154:1.

Fig. 41. Eiweißdrüse dieses Tieres. ca. 347:1.

Fig. 42. Stück aus der Wand des Receptaculum seminis dieser Schnecke. ca. 550:1.

Fig. 43. Stiel des Receptaculum seminis schematisch. ca. 78:1.

Fig. 44. Patronenstrecke von diesem *Arion* quer geschnitten. ca. 160:1.

Fig. 45. Vas deferens quer geschnitten. ca. 160:1.

#### Tafel 29.

Fig. 46 u. 47. Zwei durch die Eiweißabgabe bei der Eiablage verschieden stark veränderte Stellen einer Eiweißdrüse von *Arion emp.* ca. 347:1.



Fig. 48. Stück aus dem Zwittergang eines *Arion emp.*, der schon Eier abgelegt hatte. ca. 1100 : 1.

Fig. 49. Zwittergang einer Ackerschnecke mit Zellkernen verschiedener Größe. ca. 360 : 1.

Fig. 50. Stück aus der Zwitterdrüse eines *Arion* kurz vor der Eiablage. ca. 360 : 1.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Spermatogenesis in spiders.

I.

By

**Theophilus S. Painter.**

(From the Sheffield Biological Laboratory, Yale University.)

With Plates 30—34 and 4 Figures in the text.

---

## Table of contents.

I. Introduction.

II. Material and methods.

III. Descriptive.

Spermatogenesis of:

*Maevia vittata*, gray variety.

*Maevia vittata*, tufted variety.

(Observations of female of *Maevia*.)

*Dugesiella hentzi*.

*Amaurobius sylvestris*.

*Spermaphora meridionalis*.

*Callilepis imbecilla*.

*Linyphia marginata*.

*Epeira sericata*.

*Xysticus triguttatus*.

*Anyphaena saltabunda*.

*Agalena naevia*.

*Dolomedes fontanus*.

*Lycosa communis*.

*Oxyopes salticus*.

## IV. Discussion.

1. Irregularities.
2. Origin and behavior of the accessory chromosome.
3. Determination of sex in spiders.
4. Origin and behavior of the ctosomes and planosomes.
5. Autosomes.
6. Dimorphism in *Macvia vittata*.

### Introduction.

Since 1909, when WALLACE published her complete description of the spermatogenesis of *Agalena naevia*, no work has been done on the germ cells of spiders, although few forms of invertebrates afford such an attractive field for cytological investigation. Prior to the appearance of WALLACE'S complete paper, comparatively little work had been done on the spermatogenesis of the true spiders. The earliest paper was that of CARNOY in 1885. This author describes in detail the division of the male germ cells for a number of forms, but his work has no direct bearing on modern spermatogenesis, because, at that early time, cytologists did not recognize the sequence of changes through which the germ cells pass in maturation. The works which have been done with sufficiently modern methods to be of value to us, are those of WAGNER (1896), WALLACE (1900, 1905, 1909), BÖSENBERG (1905), MONTGOMERY (1905) and BERRY (1906).

MONTGOMERY published his account of the spermatogenesis of *Lycosa insopita* in 1905, but although his observations were made with great care, his interpretations were open to some question as pointed out by WALLACE (1909). MONTGOMERY describes the accessory chromosome in this form as arising from two spermatogonial chromosomes, but he did not trace the course of this body through the maturation divisions.

The work of BÖSENBERG deals almost entirely with the transformations of the spermatids into the mature sperm and, therefore, does not directly concern us in the following paper as no attempt has been made to follow the changes going on in the spermatids.

BERRY, working on *Epeira scolopetaria*, was the first to trace the course of the accessory chromosome through the maturation divisions. She showed that the accessory body passed undivided to one pole of the cell during the first spermatocyte division and was equally distributed in the second. She derived this body from one spermatogonial chromosome.

WALLACE, in 1900, published a preliminary note on *Agalena naevia*, followed by another short paper in 1905. In 1909, she published her complete account of the spermatogenesis of this tube-weaving spider. In this careful work, WALLACE points out the discrepancies which exist in the conclusions of the previous investigators and she attempts to bring the observations of the earlier workers into line with the results which she has obtained by her own study of *Agalena naevia*.

A number of questions were still left in doubt by WALLACE, and it was at the suggestion of Professor PETRUNKEVITCH, that I took up a study of the spermatogenesis of a jumping spider in order to clear up, if possible, the whole subject. As the work went forward it became evident that a more comprehensive survey of the field was needed than that which one species would afford; accordingly species of 13 families of spiders were examined including the following:

Family	Species
Aviculariidae	<i>Dugesiella hentzi</i>
Dictynidae	<i>Amaurobius sylvestris</i>
Pholcidae	<i>Spermaphora meridionalis</i>
Drassidae	<i>Callilepis imbecilla</i>
Linyphidae	<i>Linyphia marginata</i>
Argiopidae	<i>Epeira sericata (sclopetaria)</i>
Thomisidae	<i>Xysticus triguttatus</i>
Clubionidae	<i>Anyphaena saltabunda</i>
Agalenidae	<i>Agalena naevia</i>
Pisauridae	<i>Dolomedes fontanus</i>
Lycosidae	<i>Lycosa communis</i>
Oxyopidae	<i>Oxyopes salticus</i>
Attidae	<i>Maevia vittata</i> .

Identification has either been made by Professor PETRUNKEVITCH or verified by him.

The plan of the work has been to study the spermatogenesis of some highly specialized form, and for reasons given later the jumping spider, *Maevia vittata*, was selected, and then to follow the course of the chromosomes in some very primitive type, such as *Amaurobius sylvestris*. With this as a basis, the spermatogenesis of 11 other families was studied in order to extend and check the results obtained for *Maevia* and *Amaurobius*.

It gives me great pleasure to express my indebtedness to Professor PETRUNKEVITCH, not only for the interest he has shown in

the work and for many helpful suggestions, but also for the use of much material which he placed at my disposal.

### Material and Methods.

Since male spiders, as a rule, function sexually only for one season, it is desirable for studies in spermatogenesis to obtain specimens as soon as they become mature. The season of sexual maturity varies with the species.<sup>1)</sup> There is also considerable variation in the breeding season for the same species in different parts of the country.

Mature males can always be distinguished from the females by the club-like form of the pedipalps. As is well known, in male spiders, the pedipalps function as a copulatory organ while in the female it remains as a simple jointed appendage. For this reason, there is never any difficulty in distinguishing the sex of a mature specimen, but in young spiders this difficulty may arise, particularly in species where the color scheme of the two sexes does not differ much. In such cases, sectioning must be resorted to in order to determine the sex, for the pedipalps of the male spider does not take on its club-like structure until the second moult before the last.

A number of killing fluids have been used in the present research among which are VOM RATH's Platino-aceto-osmic mixture, strong FLEMMING, sublimate acetic, BOUIN's fluid and PETRUNKEVITCH's sublimate. All of these gave good fixation, but PETRUNKEVITCH's sublimate and BOUIN's fluid were found the most satisfactory. The VOM RATH fluid has one defect, in common with all liquids containing osmic acid, namely, it tends to stain fat granules black. The sublimate acetic was discarded because it makes the chitin and the liver of the abdomen very brittle and hard to section.

The whole abdomen was preserved, after being cut open to allow the fluids to penetrate, and the usual method of embedding in paraffin was followed. Sections were usually cut at  $5\ \mu$ , although the thickness of the section was somewhat dependent on the character and size of the individual specimen.

In staining, HEIDENHAIN's iron-haematoxylin has been relied upon. Many other stains were used including Bismarck brown, thionin, sa-

1) EMERTON's book on "Common Spiders" will be found quite helpful in determining the time of maturity of most of the common species.

franin and gentian violet. The EHRlich-BIONDI-HEIDENHAIN triple stain was used in a few cases as a differential stain.

Two methods were employed in making drawings. Following the method of WILSON (IV), photomicrographs of the cells were made and these were enlarged on bromide paper. Then with a pen and waterproof ink, the outlines of the cell structures were drawn in. The photograph was reduced until no color was left and the drawing was completed by hand. This method has given very accurate outlines of the cell boundaries, of the chromosomes, et cetera, but it seems doubtful if the accuracy is commensurate with the time and labor involved. Considerable difficulty was experienced at first in finding a reducer which would leave the bromide paper colorless. Finally, the "Farmer's Reducer" of photography was used with entire satisfaction. Part of the drawings were made by the method just outlined. The rest were made with the aid of a camera lucida and a 1.9 mm BAUSCH & LOMB oil immersion.

Repeated attempts have been made to secure comprehensive photomicrographs of the cell structures but without success, because of a lack of sufficient depth of focus.

In cross section the spider testis appears more or less circular in outline, and, as has been pointed out by WALLACE, each section usually shows all orders of the germ cells. On the periphery of the testis, we find a general circle of spermatogonial cells and just within we have the cysts containing the spermatocytes of the first order. Inside of these, we have the cysts containing the spermatocyte cells of the second order, with the spermatids lying on the lumen of the testis. This order of arrangement, while typical of most spiders, is subject to much individual variation. Position is never a safe criterion in judging the order of a cell. There is no difficulty however, in the case of the primary and secondary spermatocytes, in distinguishing the different kinds of cells because of the size relations of the two. The spermatogonial cells and the spermatocytes of the first order are nearly the same size, but the type of division here is so different, that, after a little experience, one may say with certainty to what order the cell in question belongs.

The maturation divisions take place with great rapidity in spiders so that it often happens that in the same cyst we have primary and secondary spermatocytes. This fact is of service as it often helps to determine the sequence of the changes going on within the cells.

## Spermatogenesis of *Maevia vittata*.

### General Information.

*Maevia vittata* is a rather small gray jumping spider found commonly over the greater part of the United States, but curiously localized in its distribution. It is very active and is best caught by "sweeping" grass and low bushes with a fine-meshed net. As the males of this species show a marked dimorphism in form, it seems worth while to describe, in some detail, the types of individuals which one may catch.

The females are about 8 mm long and are of a general gray color with distinct dark-brown bands on the abdomen. This dark brown may merge into a red on the cephalothorax.

The males are of two kinds, and, as is usual among spiders, they are considerably smaller than the females. One type is much like the female before she becomes mature; the general color is gray, but the bands on the abdomen are broken up into rows of spots with middle angular markings. Such a male, when fully mature, is somewhat darker than the female and the spots on the legs are more distinct. In the present paper this type of male has been called the "gray variety".

There is a second type of male which differs quite strikingly from the gray variety. It is pitch-black in color with bright yellow legs, and on the anterior dorsal surface of the cephalothorax there are three tufts of hairs projecting forward. This has been called the "tufted variety".

This dimorphism of the males of *Maevia vittata* has been known for a long time by arachnologists, but no work has ever been done to determine the ratio in which these two types occur in nature, nor is anything known of the ratio of males to females.<sup>1)</sup>

In working out the spermatogenesis of *Maevia vittata*, two objects were kept in view. First, I wished to determine the sequence of changes going on in the germ cells of this jumping spider, and second, it seemed worthwhile to determine if there was any cyto-

1) Since the present work has been in the hands of the publisher, the author has studied these two questions. The females were found to be as numerous as the males. And the two types of males were equally numerous. See "On the dimorphism of *Maevia vittata*, a jumping spider", in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Syst.

logical basis for the dimorphism. Six specimens of the gray variety and five specimens of the tufted males were sectioned and studied.

### Spermatogenesis of Gray variety of *Maevia vittata*.

Spermatogonial prophase. If an immature male is sectioned the testis will usually be found crowded with spermatogonial cells which have the form shown in Fig. 1. It is difficult to make out the boundaries of the individual cells but the nucleus of each is quite distinct, and we find lying within it chromatin bodies which appear to be connected by fine linin threads. These chromatin masses lie at different levels in the nuclear cavity; there is little variation in the size of the individual knots and for the most part the outlines are regular. Repeated counts show that these bodies are present in approximately the same number as the spermatogonial chromosomes and they probably represent the latter at this time.

If we section a mature male we find a few of the spermatogonial cells just described, lying on the periphery of the testis and here and there will be a dividing spermatogonial cell. The latter are comparatively rare, although, in a number of cases, cysts were found in which all phases of the last spermatogonial division and the very early primary spermatocytes were present.

This prophase stage, shown in Fig. 1, is a very definite and characteristic period not only for *Maevia* but for many other spiders as well. It persists for a considerable time and we have here, apparently, a very simple explanation for the way in which the sperm of spiders may all become fully formed at about the same period.<sup>1)</sup>

Following the prophase stage we have the formation of the spermatogonial chromosomes. The way in which these chromosomes arise from the knots of the prophase period is not clear but it seems to be by a process of swelling or growth of the latter bodies. The

---

1) In the males of most spiders, the maturation divisions of the germ cells are passed through immediately after the last moult, when they bear the fully formed palpi. The development of the sperm is thus not continuous but seems to take place in a very short period of time. The primitive forms are exceptions to this. Apparently, the spermatogonial cells reach the prophase stage just described and remain unchanged until the stimulus for further development comes. Then they pass through the divisions with great rapidity.



chromosomes have a distinct longitudinal split as they lie scattered through the nuclear cavity and this split persists until the metaphase of the division (Fig. A). After the nuclear wall is dissolved the chromosomes are drawn into the spindle. Neither at this time nor at any later period, has it been possible to pair off the spermatogonial chromosomes as WILSON (1906) has done for *Anasa tristis*, and other Hemiptera.

Seen from the side the spermatogonial spindle is quite characteristic. The centrosomes appear as points and the spindle fibers, arising from them, show considerable bulging, doubtless due to the large number of chromosomes in the cell. A polar view of the equatorial plate (Figs. 3, 4) shows the autosomes closely crowded together and over-lapping to a considerable extent. It has not been possible, for this reason, to make out the exact number of chromosomes present in the cells, but in one case twenty-eight chromosomes could be easily counted (Fig. 3). This is probably not the full number of spermatogonial chromosomes.

### Accessory chromosomes and ctetosomes.<sup>1)</sup>

Prophase. Up to the time when the autosomes are drawn into the spindle of the last spermatogonial division, no trace of the accessory chromosomes or of the ctetosomes has been found. But when the spindle is fully formed, a large double chromosome is seen lying just outside of the general circle of autosomes. This double body is the accessory chromosome (Fig. 4A). Lying near the accessory chromosome, shown in Fig. 4, we find two very small bodies marked "C". One of these is larger than the other and during the ensuing divisions they behave as ctetosomes.

The position of the ctetosomes is extremely variable although the position of the accessory chromosomes is typically shown in Fig. 4. Only in one cell have the two ctetosomes been seen together in this view of the spindle; they are usually hidden by the over-lapping autosomes.

Metaphase. The metaphase is initiated by the precocious division of the accessory chromosome elements. The two chromosomes

1) The term "Ctetosome" (which is derived from the Greek *κτητός* implying that an object belongs to, or is the property of something) was adopted for these peculiar chromosomes which are always associated with the accessory chromosomes during the first maturation division.

found on the edge of the spindle (Fig. 4 A), divide and are well up to the two poles of the cell before the autosomes separate (Fig. 5 A). As these two chromosomes go to the poles of the spindle, they may appear to be of different forms. Sometimes the rods are more or less twisted about each other; this is perhaps the form more usually met with. At other times the rods are bent into U-shaped bodies and these cross in such a way that all the ends point in the same direction. Here we get the impression that the accessory body is made up of four elements. At other times the two elements may lag behind one another. The first two types are shown in Fig. 5. Whatever the appearance of these bodies, however, the essential point is that the accessory chromosome is made up of two rods and these arise through the division of two spermatogonial chromosomes. The elements of the accessory chromosomes come to lie well up to the poles before the autosomes go apart. Occasionally, however, the autosomes seem to divide as early as the accessory elements and in such cases the latter appear to lag behind (Fig. 10).

During the metaphase of the last spermatogonial division no trace of the ctetosomes has been found.

#### Autosomes.

**Metaphase.** The division of the autosomes is not attended by any striking behavior, though very occasionally one of these bodies will divide earlier than the rest.

**Telophase.** The course of the accessory chromosomes and the autosomes during the early stages of the division has been described. As the chromosomes draw apart to the poles of the cell, the accessory elements are more or less conspicuous because of their form and their position (Figs. 6, 8, 10 A). The autosomes appear as simple rod-like elements.

#### Ctetosomes.

The telophase of the last spermatogonial division is of extreme interest because we have here the first hint of the way in which the ctetosomes will behave during the following divisions. As the autosomes draw apart, we find lying in the mantle fibers of the spindle, a rather small chromatin body (Fig. 6). The appearance of this body is typical as shown in the figure but occasionally we get a side view which shows the make up of the mass (Fig. 7). Here

we find that there are two elements going to form this body and a comparison of Fig. 7 with Fig. 4 will prove instructive. The two small bodies in the cell shown in Fig. 4, marked "C", are so closely similar to those found in the cell shown in Fig. 7, that there can be no reasonable doubt that they are the same chromosomes shown at different times.

The ctetosomes do not divide in the last spermatogonial mitosis, but they lag behind in the spindle and are ultimately drawn to one side or the other (Fig. 7). There is some variation in the time when the ctetosomes are drawn to one pole. Sometimes they follow the autosomes very closely (Figs. 8 or 9); more usually, however, these bodies lag behind until the cell walls of the daughter spermatocytes are fully formed, as in the cell shown in Fig. 7. We find telophase stages where no ctetosomes appear, as in Fig. 10, but such cases are to be explained on the ground that these bodies have passed early to one pole.

It is of course possible that such cells really lack the ctetosomes but the later behavior of these bodies makes this view untenable.

As a result of the failure of the ctetosomes to divide in the last spermatogonial mitosis, the primary spermatocytes are of two kinds; a) cells which carry the ctetosomes and, b) cells which lack these bodies. After the autosomes have drawn apart, the dividing cell becomes elongated and an indistinct cell-plate forms; the cell walls of the daughter spermatocytes appear and separate the sister cells.

### First maturation division.

*Maevia vittata* is not a form well adapted for the study of the behavior of the chromosomes during the synaptic period; however, I shall describe the processes going on at this time in considerable detail because, in this form, we have a series of very well defined stages through which the germ cells pass in maturation.

**Presynaptic Period.** After the cell walls of the young spermatocytes have been formed, at the end of the last spermatogonial division, the autosomes retain, for a time, their compact form. Then they begin to lose their affinity for the stain; they become diffuse and the boundaries become indistinct (Fig. 11). This spreading out continues until we have formed a very lightly staining reticulum.

During this period the heterochromosome elements retain their affinity for the stain and persist as rounded nucleoli.<sup>1)</sup>

Rest Period. In *Maevia vittata*, as in spiders generally, the rest period is a very well defined stage and seems to persist for some time. The autosomes have lost their affinity for the stain almost completely, while the heterochromosome elements appear as very densely-staining nucleoli scattered through the nuclear cavity (Figs. 12 to 23). Our interest in the period lies in the number and in the behavior of the nucleoli.

I wish to point out here that the EHRlich-BIONDI-HEIDENHAIN triple stain has been used in order to determine if the nucleoli found at this time were true chromatic structures, or whether they were only plasmosomes. This differential stain showed quite clearly that these bodies were true chromatin, and, furthermore, no evidence was found for the presence of a plasmosome. Indeed, a plasmosome has never been described in the spermatogenesis of any spider and no trace of one has been found in this study of thirteen families.

On a basis of the heterochromosome constitution, we may divide the spermatocyte cells of the rest period into two groups; a) cells which contain two equal sized nucleoli, b) cells which contain more than two nucleoli. The ultimate behavior of the two classes of cells is the same, so that we may discuss this phase of the period together. The variation in the number of nucleoli is of interest because it shows the presence or absence of the peculiar chromosomes which we have called ctetosomes.

If we compare the cells shown above in Figs. 12 to 23, we find that two processes are going on during the rest period. Most striking, perhaps, is the fusion which takes place between the nucleoli of the cells, such as is shown in Fig. 13 or 19. In very young spermatocytes (Figs. 13, 14, 15) we find four small nucleoli present in the cells, while in the cells shown in Figs. 17 or 18, we have only two nucleoli; but they appear larger than the individual nucleoli of the earlier stages. And in the cells shown in Figs. 21 to 23 we find a fusion of the nucleoli into one mass.

Going hand in hand with this fusion of the nucleoli we find

---

1) In the present paper the term "heterochromosome" has been applied to all of the chromosomes which are not autosomes. It would thus include both the accessory chromosomes and the supernumeraries.

that the nucleus itself is increasing in size, is „swelling with the accumulation of nuclear sap“, as it is often expressed. This increase in size may be clearly seen by comparing Figs. 12, 13, 14 or 15 with 19, 20 or 23.

The variation in the number of heterochromosome elements in these cells of the rest period presents one point of extreme interest. It is immediately after the autosomes have become resolved into a reticulum that the nucleoli show the greatest variation in the number present in the cells. In Figs. 12 and 13, we have two cells of the rest period which lie side by side and which represent, I believe, the two daughter cells from a spermatogonial division. The cell shown in Fig. 12, have a very small size; but the nucleoli have already fused, while, in the cells shown in Fig. 13, there are still four nucleoli to be seen. In the latter case, it should be noted that two of the nucleoli are larger than the other two. In the cell shown in Fig. 15, we find four nucleoli also two of which are larger than the others although the size differences in this case are not so striking. In Fig. 16, we find only three nucleoli present. In Figs. 17 or 18, there are two nucleoli but in both of these cases the shape of the nucleoli would indicate that they are fusing with some object. Such cells contain without doubt the accessory elements together with the ctetosomes.

It is very difficult to say, judging from the rest period, just what percent of the cells carry the small nucleoli, which we believe represent the ctetosomes, and what percent lack these bodies. As we look at any one cell we must keep in mind the possibility that fusion may have taken place between the nucleoli. There is one point which will materially assist us here, and that is, when the smaller nucleoli fuse with the accessory chromosome elements the resulting mass always appears somewhat irregular in outline, as is shown in Figs. 22 and 23; and when these bodies are not present the two larger nucleoli form a rounded mass with regular outline (Figs. 20 or 21).

WILSON has noted the same behavior in the supernumeraries of *Metapodius* (Study VI). The irregular mass formed in *Maevia vittata* probably is an indication that these small nucleoli are simply drawn to the larger as perhaps being of the same general chemical nature, without losing their identity, while the two accessory chromosome nucleoli undergo a more complete fusion when they are alone. The fusion of the smaller nucleoli would be, then, only apparent and not

real. It is not possible to give a table showing the ratio of the two types of the primary spermatocyte cells, yet extended observations have lead me to think that cells bearing the ctetosomes are as numerous as those which lack these bodies. This is, of course, what we should expect if the ctetosomes of the last spermatogonial division failed to divide.

**Leptotene-thread period.** As the rest period goes forward we find the nucleus taking the stain more deeply and the autosomes, which during the period have been diffuse and faintly staining, begin to collect into chromatin knots (Figs. 21 to 23). This collecting or condensation of the autosomes goes on rapidly until the whole nuclear cavity is filled with chromatin masses (Fig. 24), which have more or less irregular outlines and which are connected by very fine linin threads. This primary spermatocyte stage is very similiar to the prophase stage for the spermatogonial cells shown in Fig. 1, except for one point. In the cells of the later period we always find the accessory chromosome present as a very densely staining mass or else as two very distinct nucleoli conspicuous because of their regular outline (Fig. 24 A). In the spermatogonial prophases no such body has been found. The point is of some value because it very often happens that these two stages lie very close together in the testis.

The individual chromatin knots are distributed on linin threads, and repeated counts have shown that they are present in approximately the same number as the spermatogonial autosomes. The chromatin knots undoubtedly represent the latter bodies at this time. During this period no trace of the ctetosomes has been found; if present they would probably be hidden by the chromatin masses.

The leptotene-threads, shown in Fig. 26, arise from the chromatin masses described above, but the process goes on with such rapidity in *Maevia vittata* that the transition stages are rare and hard to interpret. WILSON (Study VIII) has described the process as being an unravelling of the leptotene threads from these chromatin knots. No stages similiar to those figured by WILSON have been found. In *Maevia*, apparently, we have an intermediate stage (Fig. 25). From the chromatin masses of the latter the leptotene-threads seem to arise. Individual threads have been observed to arise from single chromatin knots and in such cases the free end of the thread was very much twisted. Whether or not we interpret this twisted condition as being a process of unravelling or whether we regard

it as an expression of internal stresses in the threads itself as it elongates is not a matter of great importance. The essential thing is that the leptotene-threads of the presynaptic period arise from individual chromatin knots and the evidence would indicate that these knots really represent the autosomes of the spermatogonial cells. The threads are segmented and the mode of origin would indicate that they are present in approximately the same number as the spermatogonial autosomes. Actual counts are obviously impossible.

In the cells, shown in Figs. 26 and 27, we have leptotene stages. Here, as in other similar drawings, all the threads present in the cell have not been represented. It has seemed wiser to draw what could actually be seen rather than obscure these details by adding the blurred outlines of the threads lying underneath. The individual leptotene-threads are thin and have a fairly smooth outline at this time. We do not find the peculiar knotted appearance of the threads in *Maevia vittata*, such as characterises many other species of spiders. No marked pairing of the leptotene-threads, just prior to the synaptic contraction, has been observed.

### Accessory chromosomes and ctetosomes.

During the leptotene period the accessory chromosome always persists as a distinct densely-staining mass. It may appear as a single nucleolus, or it may have the appearance of two rods lying side by side. It has not been possible to follow the ctetosomes through this period.

Synizesis. The contraction of the leptotene-threads and the pairing and fusion of these threads which follows, that is, synizesis, seems to take place with extreme rapidity. The cells showing this stage are rare in all of my preparations, although the leptotene stage preceding and the pachytene stage following, are very common. Even after long extraction, it has not been possible to make out any detail of what was taking place at this time. In Fig. 28, we have a cell in which the chromatin is just beginning to go to one side of the nucleus. It has not been possible in this cell or in any other, to detect the least indication that a pairing was taking place between the threads. The cell shown in Fig. 28 is of interest, as it indicates the condition of the accessory chromosome at this time.

A discussion of the question of synapsis will be taken up after

a study of other forms. From *Maevia vittata*, one would not be able to say whether parasynapsis, that is side by side fusion, took place or whether telosynapsis is the rule.

### Autosomes.

**Pachytene stage.** After synizesis, the autosomes expand into the nuclear cavity in the form of thick segmented threads which are loop-shaped with the free ends lying near the accessory chromosome. This pachytene stage usually persists for a long time and forms one of the most conspicuous features of the testis. During this period a noticeable increase in the size of the cell takes place and in late phases the cytoplasm, which before this has been neglectable, comes into prominence (Figs. 29, 30). No centrosome appears in *Maevia* at this time. In Figs. 29, 30, we have the general appearance of these cells shown. The individual pachytene threads are thick, are more or less regular in outline, and their number is considerably reduced from that of the leptotene-threads of the presynaptic period. There can be little doubt but that, during the synaptic contraction, there has been a pairing and fusion of the leptotene-threads. Immediately after the pachytene threads have emerged from the first contraction, no trace of a split can be found in them even under the highest powers.

### Accessory chromosomes and ctosomes.

The behavior of the heterochromosome elements has been followed with considerable care during the pachytene stage. The accessory chromosome may either appear as a large deeply staining nucleolus (Fig. 30) or we may find two rod-like elements lying side by side (Fig. 29). The free ends of the pachytene-threads are always near the accessory chromosome at this period, but I do not regard this as evidence that there is any relation between the two. It seems more probable that the force which draws the leptotene-threads to one side of the nucleus also acts on the accessory chromosome and when the expansion comes after the contraction, the free ends of the pachytene-threads push the accessory body to one side.

No trace of the ctosomes has been found during the pachytene period. In one specimen a densely-staining body was found lying free in the nuclear cavity, as shown in Fig. 30, but further study has made it clear that this body has nothing to do with the cteto-



somes. This small nucleolus shown in Fig. 30, will be discussed in detail at a later time.

Very late in this period the pachytene-threads seem to lose their orientation and they lie scattered through the nuclear cavity. Just at this time the accessory chromosome seems to disappear, but a close examination of the cells will usually reveal this body lying as a somewhat diffuse mass next to the nuclear wall. This loss of staining capacity seems to persist for a short time after which the accessory assumes its usual rod-like form.

Diplotene stage. The time when the longitudinal split appears in the pachytene-threads varies with the individual specimen. It may happen that a very mature male will show all of the threads split and the pachytene stages will be very rare, while in younger specimens, just the reverse will be true. In the cell shown in Fig. 31, we see the typical appearance of the diplotene-threads. The split condition persists for a varying length of time and then a second contraction sets in, when the autosomes take on the form which they will have during the first maturation division.

The processes going on in the diplotene-threads in *Maevia vittata* are masked by the extreme contraction of the threads to one side of the nucleus, so that it has not been possible to follow the formation of the autosomes in any detail. In another form *Dolomedes fontanus*, q. v., it has been possible to trace the course of the contracting diplotene-threads in the minutest detail. In *Maevia* as the threads contract to one side of the nucleus one may see that the two halves are tightly twisted together, but the origin of this twisted condition could not be determined nor were later stages illuminating. Following the second contraction we have the autosomes reappearing in the nuclear cavity with the shapes characteristic of them during the first division (Fig. 32).

During the diplotene stage and the second contraction the accessory body retains its densely-staining character and seems to persist unchanged.

Prophase. As the autosomes emerge from the second contraction they take the stain very deeply, but after long extraction one may usually make out the form shown in Fig. 32. At a slightly later period, the chromosomes lie scattered through the nuclear cavity and are most favorable for a study of chromosome morphology. As this will be taken up in detail later, only one thing need be pointed out here, namely, that in the different cells of this period

we have constantly recurring shapes for the autosomes and after a little study one may identify the individual chromosomes with ease. Especially is this true of the accessory chromosome.

After lying scattered through the nuclear cavity for a time, the chromosomes are drawn into the spindle of the first maturation division. The autosomes are large and have characteristic shapes while the accessory chromosome lies on one side of the spindle (Figs. 33 or 34). The shape of the accessory chromosome is of especial interest in *Maevia vittata* as it may either appear as a single bivalent body (Fig. 33) or as made up of four elements (Fig. 34).

Seen from equatorial view, the autosomes have the appearance shown in Figs. 35, 36 and. 37. The varying form of the accessory may best be seen in such a view. In the cell shown in Fig. 35, we see that the accessory chromosome is made up of four elements, two of which are much larger than the others. In Fig. 36 the accessory chromosome has the simple two rod form. And in Fig. 37 the accessory is made up of two unequally sized elements.

Metaphase. The accessory chromosome goes undivided to one pole very early and the small bodies attached, when present, go with it (Figs. 33, 34). The division of the autosomes follows. It may occasionally happen that one pair of autosomes divides earlier than the rest, as is shown in Fig. 38, but such cases are rare.

Telophase. Fig. 39 shows a typical late division stage for *Maevia vittata*. Here the accessory chromosome is conspicuous because of its size and its position. Later we find the cell wall of the two daughter second spermatocytes forming and then they separate completely.

#### Second maturation division.

The changes through which the chromosomes of the second spermatocyte cells pass, from the late telophase of the preceding division to the formation of the spermatids, are so rapid that it has been difficult to follow them in a detailed way. Immediately after the telophase of the first maturation division, there is a very well defined resting stage (Fig. 40). Here we may see that the autosomes have become resolved into a faintly-staining reticulum, while the accessory chromosome persists as a nucleolus. The autosomes of the second division are reconstructed from this reticulum; a typical spindle is shown in Figs. 41 or 43.

Since the accessory chromosome passed undivided to one pole

in the first division, the second spermatocyte cells are of two kinds and this is clearly shown in the spindles of these dividing cells. In the cell shown in Fig. 41, the accessory chromosome is present and has divided. In Fig. 43, the accessory body is lacking. This difference is further shown in equatorial view (Figs. 42 and 44).

I have not been able to follow the course of the ctetosomes through the second division, but in equatorial view we may sometimes find them, as shown by Fig. 42 C. Judging from other forms studied, however, it seems quite probable that the ctetosomes divide at this time.

After the telophase the autosomes of the spermatids lose their affinity for the stain and form a very diffuse reticulum (Figs. 45—48). The heterochromosome elements retain their dense form and appear as distinct nucleoli. Figs. 47 and 48 are of especial interest, since they show the presence of a very small densely staining body, in addition to the accessory chromosome. This small body marked "C" represents, we believe, the ctetosomes which we have followed through the maturation period.

No attempt has been made to follow the transformations going on in the spermatids. This has been done by WALLACE, for *Agalena naevia*, and by BÖSENBERG for a number of other forms.

#### Number of chromosomes.

The diploid chromosome constitution of *Maevia vittata* is as follows:

Autosomes	26
Accessory chromosomes	2
Ctetosomes	2
	<hr/>
	Total 30

As pointed out, it has not been possible to make accurate counts of the number of chromosomes present in the spermatogonial cells. In Fig. 3, is shown a cell, in which twenty-eight chromosomes could be counted. In Figs. 36 and 37, we have flat equatorial plates shown. Here there is little over-lapping and one may count thirteen autosomes, which, of course, is the haploid number. A number of other equatorial plates of the first maturation division have been studied, only those which were flat being counted, and the result has been the same in every case. In Figs. 42 and 44, are shown

equatorial plates of the second division. The number of autosomes is thirteen in both cases.

There seems little reason for doubting that the diploid number of autosomes is twenty-six, and these together with the two accessory chromosome elements and the two ctetosomes make a total of thirty somatic chromosomes.

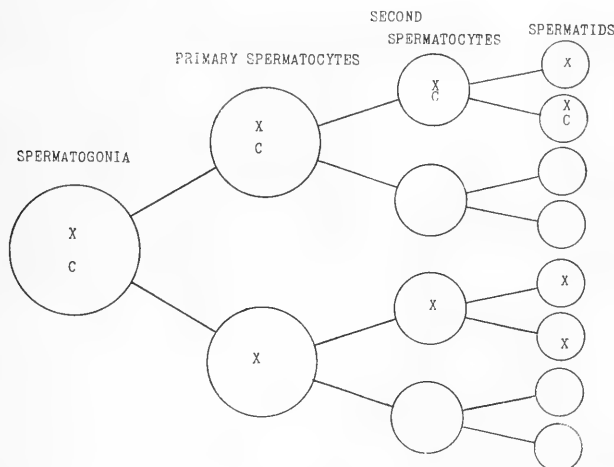


Diagramm I.

Showing the distribution of the accessory chromosome and the ctetosomes.  
X Accessory chromosome. C Ctetosome.

## Origin and Behavior of the Accessory chromosome and ctetosomes.

### Accessory chromosome.

It has been difficult to determine the origin of the accessory chromosome because the spermatogonial divisions are not favorable for study in *Maevia vittata*. But the evidence of this division together with the facts afforded by the female, quod vide, makes it seem probable, if indeed it does not demonstrate, that the accessory chromosome is derived from two spermatogonial chromosomes.

In the cells shown in Figs. 5, 6, 8 and 10, the elements marked "A" have been identified as the accessory chromosomes for three reasons: a) because of their position; b) because of their size; c) because of their behavior.

The position of the accessory chromosome in all of the spiders

studied has been on the outside of the general circle of autosomes during the maturation period. This is true of the somatic divisions also. The fact may be explained in the following way. The accessory chromosomes of all spiders divide or pass earlier to one pole than the autosomes, and it is easy to imagine how the division would be upset if the accessory chromosomes lay in the midst of the autosomes. On the outside of the circle of autosomes, the accessory can pass at any time to one pole without disturbing the rest of the chromosomes.

MONTGOMERY described the accessory chromosome of *Lycosa inso-pita* as arising from two spermatogonial chromosomes and WALLACE has found the same true in *Agalena naevia*. The observations made on *Maevia vittata* are in accord with the results of these two authors.

#### Ctetosomes.

The origin of the ctetosomes is to be found in the two small bodies shown in Fig. 4. It has not been determined how these chromosomes behave during the earlier divisions, but the fact that they are separate during the last spermatogonial division would seem to indicate that they remain separate during the somatic mitoses.

The ctetosomes lag behind in the spindle of the last spermatogonial division and pass undivided to one pole or the other, simply by a matter of chance as far as it has been possible to observe. As a result the primary spermatocyte cells are of two classes; cells which carry the ctetosomes, and those which lack them. While the later behavior of the ctetosomes bears out these conclusions, several other possibilities have not been overlooked. Among these, it was thought that a regular division of the ctetosomes had taken place; but while one pair went to its pole in an orthodox manner, the other pair lagged behind in the spindle. In this case all the primary spermatocytes should contain the ctetosomes, or, if we grant the possibility that the pair which lags behind may pass to either pole, then we should expect to find cells which lack these bodies and cells which contain four ctetosomes. No basis for this possibility has been found in a study of the later period. All the evidence of the first spermatocyte division confirms the observations made during the spermatogonial division.

The accessory chromosomes and the ctetosomes, during the maturation period are so closely associated that we can discuss their behavior together. After the telophase of the last spermatogonial division the autosomes enter into a rest period during which the heterochromosome elements retain their affinity for the stain. WALLACE has followed the behavior of the accessory chromosome elements in great detail for *Agalena naevia*, during this period, and my own observations confirm WALLACE in every point.

The rest period interests us particularly as we have here the first direct evidence that the primary spermatocytes are of two kinds, as we were led to suppose from the behavior of the ctetosomes in the earlier division. During the rest stage, the nucleoli fuse more or less completely, but towards the end of the period the single nucleolus thus formed breaks up. This has been interpreted as meaning that the fusion is only superficial and does not involve an interchange of nuclear material. In the later stages the accessory chromosome retains its compact form and its affinity for the stain, but I have not been able to find any trace of the ctetosomes.

After the second contraction, the chromosomes lie scattered about the nuclear cavity and the accessory chromosome may be identified by its size and shape. It appears in two forms, shown in Figs. B and C. In part of the cells the accessory has the simple two rod form, as shown in Fig. B, and in part of the cells it has a quadripartite form shown in Fig. C. When the bivalent form is present in the cell, we fail to find a quadripartite body and vice versa. It may be doubted whether or not it is possible to identify the chromosomes certainly. Much time has been spent in studying the chromosomes of this period, and I feel sure I have not mistaken some autosome for the accessory body. This is because no autosome of this period has the short two rod form so characteristic for the sex-chromosome, and furthermore the relative size of the accessory would be sufficient to separate it from the autosomes. In Fig. D, we have the accessory just before it is drawn into the spindle of the first division. The inequality of length shown by the two rods cannot be entirely explained by foreshortening, as it has been seen in many cases.

During the first division the accessory chromosome shows a variation in form. In Figs. 33 and 36, we have the simple bivalent form. In Figs. 34 and 35, the accessory is made up of four elements while, in Fig. 37, there is an inequality in the size of the two

elements. The meaning of the variation of the accessory chromosome is made clear by the cell shown in Fig. 35. Here the ctetosomes are attached to the accessory body a fact that gives us the quadripartite form, and also explains the inequality of length of the two elements of the accessory chromosome, shown in Figs. D and 37. In the latter case the ctetosomes are apparently fused with the accessory chromosome elements, while in such cells as are shown in Figs. C or 35, they appear separated from them. It is very interesting to note that these two types of primary spermatocyte cells are equally as numerous in the testis, and we have here conclusive proof that the ctetosomes are unequally distributed to the primary spermatocytes in the last spermatogonial division.

The ctetosomes pass undivided to one pole of the cell with the accessory chromosome. Part of the secondary spermatocyte cells which carry the accessory chromosome will also contain the former elements. I have not been able to follow the course of these small bodies in the second division in any detailed way. We may find them in the spindle where they are seen best in equatorial view, but it has not been determined whether or not they divide. Judging from another form, it seems probable that the ctetosomes do divide at this time, and the fact that they do not lag behind in the spindle would seem to indicate this also. It is interesting to note that during this division the ctetosomes do not show any relation to the accessory elements. The latter bodies divide early in the metaphase and each spermatid receives the two rod like elements which constitute one dose of the accessory chromosome.

The sperms then are dimorphic, as regards the sex chromosome, as was shown by BERRY and WALLACE.

#### Autosomes.

In Figs. E, F and G, are shown some of the chromosomes which are found during the early prophase of the first maturation division. We may conveniently distinguish two general types: a) autosomes made up of two rods attached at one end forming V-shaped bodies, b) autosomes made up of rods attached at the two ends but free in the middle.

The way in which these chromosome elements separate during the mitosis is shown in Figs. H, I, J and K. It is evident that the division of the V-shaped elements amounts to a separation of the two arms of the V, as shown in Fig. H, while in the case of the

second type of chromosome, we have the two parts separated as shown in Figs. I and J.

After the first division the autosomes enter into a so-called resting period when they become diffuse and lose their affinity for stains. This stage persists for a short time and then the autosomes of the second division are formed. As they are drawn into the spindle they are very long rods more or less bent (Figs. L or M). It does not seem wise to take up a discussion of the question of reduction until after we have followed the course of the chromosomes in the other forms of spiders.

### Spermatogenesis of Tufted variety of *Maeria vittata*.

The observations set forth in the following description are based on sections from five fully mature males. In fixing the abdomens and in staining sections the same fluids were employed as in the case of the gray variety. My material is fully mature so that it has not been possible to follow the changes in the spermatogonial cells. In all of the general processes going on in the germ cells, the tufted variety of males does not differ from the gray variety so that we may pass over many of these points in the following description.

The rest stage does not prove instructive in my material, the testis being too mature to afford anything but cells in which fusion had taken place between the nucleoli.

Leptotene stage. The most interesting feature of this stage is the behavior of the heterochromosome elements. We find the accessory chromosome appearing as it did in the gray variety; either as two rods lying side by side, or else as one general mass, and in addition to this, we often see another small but densely staining body lying free among the threads. As we shall see, this represents a "planosome",<sup>1)</sup> that is, a supernumerary chromosome which wanders through the two maturation divisions.

It is impossible to say what proportion of the cells show this planosome for the leptotene-threads hide it from view except when

---

1) The term Planosome (*πλανήτης* a wanderer) was adopted for the peculiar supernumerary chromosome of spiders which has no regular mode of distribution and whose ultimate fate is a matter of chance.



it lies on the side of the nucleus next to the observer. The most important point to note is that the planosome does not show any association for the accessory chromosomes at this time.

**Synizesis.** The synaptic contraction is marked and constitutes a very conspicuous stage in the tufted variety. The leptotene-threads are drawn completely to one side of the nuclear cavity and form there a densely staining mass, as is shown in Figs. 49 and 50. It has not been possible to follow the course of the individual leptotene-threads at this time or during the extreme contraction phase.

In the cell shown in Fig. 50, we find two deeply staining masses lying among the contracting leptotene-threads marked "A". These are the accessory chromosome elements. Lying near the edge of the nuclear cavity we have a small but very densely-staining body, marked „P". This body is the planosome which we found earlier in the leptotene stage.

The behavior of the supernumerary chromosome is very interesting. The position shown in Fig. 50, is not altogether typical, as the body may lie anywhere in the nuclear cavity. In some cells it lies on the edge of the mass of threads where it is always easily seen because of its great affinity for the stain and its sharp outline. At other times it lies entirely free in the space left by the contracting threads. The essential point of interest is the fact that the planosome shows no affinity for the accessory chromosome at this time. The importance of this behavior will be pointed out later.

Our interest in the pachytene stage centers again in the heterochromosome elements. The accessory chromosome appears much as it did in the gray variety, either as two rods lying side by side or else as one general mass. The planosome, on the other hand, always lies free in the nuclear cavity, as shown in Fig. 51 P.

The planosome in the majority of cases appears as a single body, but cells have been found in which the larger body has apparently broken up into two smaller parts. Observations on this point are difficult because it is hard to say with certainty that the second small body is not the outer end of a pachytene-thread. If this breaking up of the planosome really does take place, it would seem to indicate that we are dealing here with a bivalent body.

The question of what proportion of the pachytene cells carries the planosome is a very important one. In slides where the extrac-

tion of the stain has been carried on for a long time the planosome shows very sharply against the densely-staining threads, and counts have been made from such slides in order to determine the point in question. In sectioning, these cells have been cut at all possible levels so that it has been necessary to set some arbitrary standard by which to judge cells suitable for counting. Only full sized cells have been selected in which the accessory chromosome could be seen. Such cells were usually viewed from a plane perpendicular to the axis of the loop of the thread, (Fig. 51). It is obvious, that, since the position of the planosome varies, we will not always have it in the plane of vision even were it present in all of the cells. This source of error is unavoidable, however, and it is constant.

One hundred and seventeen cells of the pachytene stage were closely examined; of these ninety-seven showed the presence of the planosome, and twenty cells failed to show this body. When we take into account the errors to which such counts are subject and further, that the error favors undercounting, these observations make it probable that all of the pachytene cells of the tufted variety carry the planosomes.

Another interesting point was brought out by these counts. Of the ninety-seven cells which showed the planosome, fifty showed this body lying on the opposite side of the nucleus from the accessory chromosome.

Prophase. The condition of the accessory chromosome is very interesting in the prophase, as it always has the simple bivalent form, such as seen in Fig. B. I have never been able to find any indication that this body was made up of four elements. During the early prophase we also find the planosome lying free among the autosomes of the nuclear cavity (Fig. 53).

After the chromosomes have lain scattered through the nuclear cavity for a short time, the nuclear wall dissolves and they are drawn into the spindle of the first division (Figs. 54 and 55). In the cell shown in Fig. 54, the chromosomes and spindles appear with unusual distinctness.

The typical position of the accessory chromosome is shown in Fig. 54. Here we see the simple two rod type which is the only form found in the tufted variety. This is also seen in equatorial view (Fig. 56). The behavior of the planosome is very important. It lies free in the spindle unattached to any chromosome, as may

be seen by Figs. 55, 56 and 57. In the latter figure the planosome (marked "P") appears to be made up of two elements.

Telophase. The accessory chromosome passes to one pole of the cell undivided as it did in the gray variety, but the supernumerary body shows no movement at this time. As the autosomes go apart, we have a small body lagging behind in the spindle (Fig. 58), and this represents the planosome. At this time the planosome appears single and judging from the fact that it lags behind in the spindle, it seems probable that it is distributed, by a matter of chance, to one pole or the other. This point is one that is hard to verify by direct observation.

### Second maturation division.

In the tufted variety of male we encounter the same difficulties in the study of the second maturation division as we did in the gray variety. The cells are small, the long chromosomes tend to over-lap

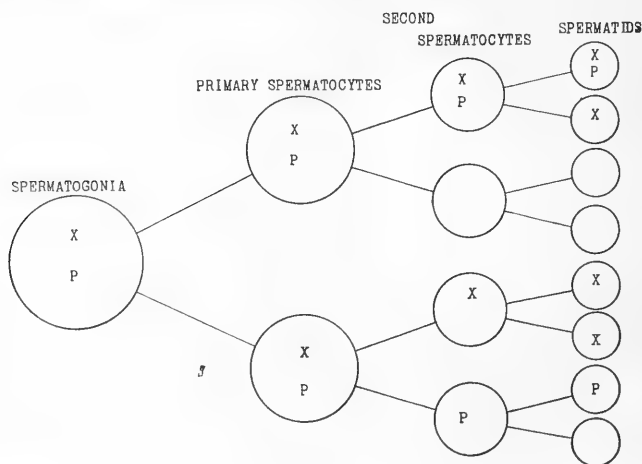


Diagram II.

Showing the distribution of the Accessory chromosomes and the Planosomes.  
X Accessory chromosome. P Planosome.

and the changes go on with great rapidity. For this reason it has been hard to follow the course of the chromosomes in more than a general way.

Immediately after the telophase of the foregoing division, the second spermatocytes enter a resting stage (Fig. 59). The accessory chromosome elements divide rather early and pass to the poles of

the cell (Fig. 60). The division of the autosomes is not attended by any irregularities; but as they draw apart, we find a small chromosome lagging behind in the spindle (Fig. 61 p). This is the planosome; and judging from such cells as are shown in the figures it is inferred that it does not divide at this time.

Among the spermatids we sometimes find a cell which shows two nucleoli instead of the usual single form (Fig. 62). Evidently the small body represents the planosome.

The general behavior of the heterochromosome elements may be given in a diagrammatic way. Diagram II.

### *Maevia vittata* female.

WALLACE, in her work on *Agalena naevia*, failed to find the accessory chromosome in the female of that species, although she describes the dimorphism of the sperm for the males. As far as I can determine from her description, she did not examine dividing cells in the female but based her conclusions on the fact that nucleoli were absent from the primary oocyte during the growth period. The question of whether or not the female carries the accessory chromosome elements is of such fundamental importance when we come to discuss the dimorphism which the males of *Maevia vittata* exhibit that a study of the oogenesis of this form was undertaken in order to determine this point. Although a large number of females were sectioned, no oogonial divisions were found, only primary oocytes being shown by the material. During the growth period there are large nucleoli in the primary oocytes, but this evidence is too uncertain to be trusted. In order to determine the condition of the female, dividing gland cells were examined and the conclusions given here based on these.

A large number of mitoses were carefully examined before any definite conclusion could be reached, but the occurrence of such chromosomes as are shown in the spindle of a gland cell, Fig. 63, demonstrates, I believe, the presence of two measures of accessory chromosomes in the female. In the cell shown in Fig. 63, the autosomes have the usual V-shape, while lying to one side of the spindle we find a quadripartite chromosome undergoing division. This body is composed of four rod-like elements "A"; these divide and are equally distributed to the two poles (Fig. 63). Only one possible interpretation can be admitted here, and that is, that these rod-like

elements represent the accessory chromosomes; and the number indicates that two measures are present in the female, one dose consisting of two rods, as has been shown to be the case for the males. These results have been checked by examining dividing gland cells of four females and the conclusion is the same in every case. In Fig. 64, we have an equatorial plate of a dividing cell taken from two adjoining sections. Although there is much over-lapping one is able to count 29 chromosomes in this cell. If we exclude any supernumerary elements, we should expect thirty chromosomes in such a view, since the diploid number of autosomes is twenty-six for the male, as has been shown above, and there being four chromosomes in the two doses of the accessory which the female should carry.

These observations bring the spiders into line with the recent work on many other forms of invertebrates, particularly the Hemiptera. Through the work of WILSON, it has been demonstrated that the males may carry only one accessory chromosome. The bearing this discovery has on the problems in heredity, especially on sex-linked inheritance, is too well known to call for any discussion here.

It should be noted that in all of the females studied, indications of small chromosomes were found, presumably supernumeraries, but it has not been possible to follow the behavior of these bodies in the dividing gland cells.

The observations given above make it reasonably certain that the females carry two measures of the accessory chromosome, yet there are many interesting questions that would be solved by a study of the oogenesis of spiders. The author has collected material for this end and hopes to complete this chapter in the history of the germ cells of spiders in the near future.

### Spermatogenesis of *Dugesiella hentzi*.

*Dugesiella hentzi*, as a member of the family of *Avicularidae* (the tarantulas), represents one of the most primitive forms studied up to the present time. The specimen studied was a fully mature male which Professor PETRUNKEVITCH had under observation during a period of five months. At frequent intervals, this male was allowed to mate with females. Professor PETRUNKEVITCH ('11) has described the mating habits and the natural history of this little known family, in a very interesting paper.

Although this specimen copulated with females at intervals

during a period of five months, the testis shows many division stages for both the first and second spermatocytes. This fact is of unusual interest, for usually in spiders, the males mature and then function sexually, for only a short time.

Spermatogonial stages are rare or entirely lacking from the material. During the growth period the accessory chromosome usually appears as a densely staining mass lying on one side of the nucleus, while the autosomes go through their changes.

In the first maturation division (Fig. 65) the accessory chromosome usually appears as a bent rod (marked „A”) which does not show a transverse split at this time. It goes undivided to one pole during this division and as it approaches the centrosome it bends in such a way that it appears as two rods. The spindle thread attachments seem to be in the middle of the rod.

There are planosomes (Fig. 66 *P*), but it has not been possible in this material to follow their behavior or their ultimate fate. A casual glance at the spermatids, however, shows that they are very irregularly distributed. No ctosomes have been found.

In equatorial view (Fig. 66) twenty-one autosomes were counted. This count has been verified on a number of other cells. Judging from flat equatorial plates it seems probable that the haploid number of autosomes is about twenty-one. On this basis the chromosome formula would be as follows.

Autosomes	42
Accessory chromosomes	2
Total	44 excluding the supernumerary chromosomes.

No attempt has been made to give the spermatogenesis of this primitive form in detail. It seems wiser to reserve this for another paper when more material will be at hand for comparison.

### Spermatogenesis of *Amaurobius sylvestris*.

*Maevia vittata* represents a highly specialized spider and in a comparative study it becomes necessary to examine a more primitive type. For this purpose I have chosen *Amaurobius sylvestris*, which as a member of the family of *Dictynidae*, is our lowest northern form.

My studies on this form have been made on three specimens, one of which was preserved in BOUIN's fluid and the other two in PETRUNKEVITCH's sublimate. The behavior of the autosomes is so closely

similar to that found in *Maevia vittata* that there is no need of giving a detailed description here. The material does not afford any spermatogonial stages which prove illuminating, so that this chapter of the spermatogenesis is closed until more material can be obtained. In view of the asymmetrical distribution of the ctetosomes in *Maevia vittata* it would be very interesting to determine if we have the same thing in *Amaurobius sylvestris*.

#### First maturation division.

In the cells shown in Figs 67 and 68, we have the typical rest period as seen in this form. In the former figure we find two large nucleoli ("A") which unquestionably represent the accessory chromosome elements and, besides these, we find seven smaller deeply staining bodies, marked "P". The autosomes appear at this time as a very faintly staining reticulum.

The EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN triple stain has been used on this form in order to determine if the nucleoli found at this time were true chromatic structures. This differential stain showed beyond doubt that the larger nucleoli were chromatin and the smaller bodies stained green. The results were not sufficiently clear but in the case of the smaller bodies to be convincing, although they showed the reaction of true chromatin.

The number of nucleoli seen in the rest period vary within wide limits in different cells. We find generally either two large nucleoli lying in the nuclear cavity with a varying number of smaller bodies, or we find one very large nucleolus as shown in Fig. 68, and a number of smaller bodies. A careful study of the behavior of the chromatin elements shows that these bodies ultimately fuse, as was the case in *Maevia vittata*. It is very difficult to determine with certainty the number of smaller nucleoli present in the cell because of this fusion. In Fig. 67, seven small nucleoli are seen, while in the cell shown in Fig. 68, nine smaller bodies are seen in addition to the very large nucleolus which represents the fused accessory chromosome elements. Nine small nucleoli is the largest number seen in any cell of the rest period, and this probably is very near the total number which the cells may contain. The great variation which the cells of Fig. 67 and 68 show in the size of the nucleoli has a very simple explanation. The slide from which Fig. 67 was taken, had been extracted a long time in order to make

chromosome counts possible, while the slide from which Fig. 68 was taken, had been stained much more heavily.

**Leptotene stage.** During the rest period, the autosomes have persisted as a very diffuse reticulum, but toward the end of this period they begin to collect in knots, as was found to be the case with *Maevia vittata*. The leptotene-threads are thin, slightly irregular in outline, and a very large number of them are present in the cell.

During the leptotene period the accessory chromosome appears usually as two rods staining very deeply, though these rods may be more or less fused in different cells. We find in addition to the accessory elements a varying number of smaller bodies lying scattered through the leptotene-threads.

These represent the very small nucleoli found in the rest period, and are planosomes, as we shall see by their later behavior.

**Synizesis.** The synaptic contraction is very marked, but the leptotene-threads are so numerous that it has not been possible to follow their course in any detailed way. The heterochromosome elements are usually drawn to one side of the nucleus with the leptotene-threads, but we often find planosomes lying free in the nuclear cavity.

**Pachytene stage.** The accessory chromosome usually appears as two rods lying close together, but these rods may form very curious figures. In Fig. 69, the accessory elements form a very much elongated loop. Throughout the pachytene period the accessory chromosome retains its compact form and its affinity for the stain.

The supernumerary elements show some variation in their behavior. Usually we find a number of these bodies lying free among the pachytene-threads, as shown in Fig. 69, although, in some cases, the supernumeraries were collected around the accessory chromosome elements. In the latter event there seemed to be no fusion between the two types of bodies.

One further point of interest, shown by Fig. 69, is the early appearance of the centrosome, marked "*cen*".

**Diplotene stage.** After the pachytene-threads have retained their loop-like shape for a time, they lose their orientation towards the accessory chromosome and lie very irregularly through the nuclear cavity. It is about this time that the longitudinal split appears.

There are two points of considerable interest brought out by



a study of the growth period. The first is the appearance of a large number of supernumerary chromosomes free in the nuclear cavity, and the second is the early appearance of the centrosomes. The latter was very puzzling at first. Even as early as the leptotene period one may find very densely staining granules lying in the cytoplasm of the cell. We find the same in the pachytene stage. During the first maturation division the centrosomes appear to be made up of two elements (Figs. 71, 74, 75). At first it was thought that one of the very small chromosomes had divided early and gone to the poles of the cell; but after a study of the granules, which appeared so early, I became convinced that the centrosome was really composed of two elements, and these were to be derived from the granules which appeared early in the cytoplasm.

The granules are large and are very conspicuous as they lie in the cytoplasm of the cell. The maximum number seems to be four, and these may sometimes be all seen in one section (Fig. 70). There is a difference in the size of the granules, one being constantly smaller than its mates, while the three remaining are all about the same size. This same size relation holds for the centrosomes of the spindle, as a glance at Fig. 71 will show. Here one centrosome is made up of two equal-sized particles, while the other is made up of one larger and one smaller element (Fig. N). The position of the granules is variable through the whole growth period. Sometimes a pair will be seen on opposite sides of the nucleus, but more usually they are scattered in an irregular manner through the cytoplasm. It is not until the early prophase that the granules take up their positions on opposite sides of the nucleus.

Prophase. After the second contraction, the autosomes lie free in the nuclear cavity, and, in Fig. O, drawings of a few typical chromosomes have been given. The most interesting point, which a study of this period brings out, is, that the supernumerary chromosomes show up as individual bodies at this time and lie free in the nuclear cavity or close to some autosome. I have not been able to identify the accessory chromosomes during the early prophase, so it can not be stated what its condition is with regard to the supernumerary bodies. It is possible that the chromosome marked „A” in Fig. O, is the former body.

A careful study was made of the relation of the supernumerary chromosomes and the autosomes in order to determine whether there was any definite association between these bodies. My observations

have convinced me that there is no definite association between any particular autosome and supernumerary body. If a supernumerary lies close to an autosome, as in Fig. N, it is just a matter of chance and implies no relation of the two. During the early prophase the centrosomes take up their position on opposite sides of the nucleus. In Fig. O, are shown the two centrosomes of one cell as they appear at this time. The centrosome marked "a", is made up of two unequal parts, while the centrosome marked "b", is made up of two bodies of equal size. We find the same appearance of the centrosome throughout the maturation divisions.

**Late Prophase and Early Metaphase.** After the nuclear wall has dissolved the autosomes are drawn into the spindle of the first maturation division. The general appearance of such a spindle is shown in Fig. 71.

In Fig. 71, we have the accessory chromosome composed of two rod-like elements lying side by side. The more typical appearance of this body, however, is shown in Figs. 72 and 73. Here, viewed from the side, the accessory appears as a single rod and we find attached to it three smaller bodies. In the case of the cell shown in Fig. 73, "b", only two of these show.

This association of three small bodies with the accessory chromosome is very constant and may be seen in the majority of the cells. Now and then, however, the accessory elements are placed in such a way as to hide part or all of the small bodies. The typical number and arrangement is shown in Fig. 72 and 73.

The accessory chromosome passes undivided to one pole early in the metaphase (Fig. 74) and the ctetosomes, for such is the nature of the small bodies attached to the accessory, pass with it, without showing any sign of division. As the accessory approaches the centrosome, however, the ctetosomes tend to become detached from it and they are often found lying free next to the latter.

Two points of interest are to be noted about the heterochromosome elements. The most striking, perhaps, is the definite association which these supernumeraries show for the accessory chromosome. These bodies are closely similar in their behavior to the ctetosomes found in the gray variety of *Maevia vittata*, but there is one important point of difference which should be emphasised. In *Maevia* only one half of the primary spermatocytes carry the ctetosomes, while in *Amaurobius*, all of the primary spermatocyte cells seem so carry them, as far as it has been possible to determine. It should be

noted here, however, that in some of the dividing cells, the ctetosomes have not been observed to be attached to the accessory bodies, but wherever the latter bodies were favorably placed for observation, the ctetosomes have been found, and hence it has been concluded that they are present in all of the cells but are hidden when the accessory lies in certain positions. It should be also pointed out that as a result of the first division, all of the second spermatocyte cells carrying the accessory chromosomes carry the ctetosomes.

### Planosomes.

The time when the planosome may appear in the spindle is variable. Very exceptionally, as shown in Fig. 74, the planosomes go to the poles early. More usually, however, we do not see so many of these bodies until after the autosomes have gone apart.

The planosomes may divide during the first maturation mitosis, but the time when this occurs varies with the cell. In Fig. 74, we have a cell in which the planosomes have divided at the time when the accessory chromosome was passing to one pole. This is unusual. In the cells shown in Figs. 75 and 77, we have the typical behavior of these bodies. Here they are lagging behind in the spindle until the cell walls of the daughter spermatocytes are formed. Very careful focusing will show usually, that these planosomes have individual fibers of their own. The fact that they may divide would imply this, of course.

Not only do the planosomes vary in the time of their division but there is much variation in the number seen in the different cells, dependent, perhaps, on the fact that the time of division differs with each individual cell. Counts made at this time are of little value because of three sources of error. The first of these is the fact that the time of division varies so that one never feels sure that he sees all the planosomes. Again it is always possible that these small bodies may be hidden by some autosome. The third source of error lies in the fact that after long extraction of the stain, the planosomes tend to disappear. It is obvious that it would be impossible to state the exact number of planosomes in the cells, and further it would be equally impossible to say whether all of the cells bear the same number of these bodies. A limited number of observations will be given, however, as these will be verified in the later stages.

During the rest period, the largest number of small nucleoli

found in the young spermatocytes was nine. A study of later stages makes it seem probable that this is approximately the total number in the cell. In Fig. 75, we may count seven small chromosomes on one side of the cell and ten on the other, the side which receives the accessory having three more of these bodies than the other. In Fig. 77, there are five small chromosomes on one side of the cell plate and eight on the other. Here again the side bearing the accessory receives a larger number of chromosomes. Since, as pointed out, the ctetosomes seem to lose their attachment to the accessory chromosome, after the latter body has reached one pole, as in Figs. 75 and 77, we should count three of the small bodies on the side with the accessory chromosome as being ctetosomes. In the case of the cell shown in Fig. 75, there should be present then three ctetosomes and fourteen planosomes, seven of which are going to one daughter spermatocyte and seven to the other. Assuming that the planosomes have divided, there would be in the primary spermatocyte cells three ctetosomes and seven planosomes. As already noted, as many as nine small nucleoli have been found in the rest period (Fig. 68).

The ultimate distribution of the planosomes is subject to much irregularity in the first maturation division. Because the time of division varies and the planosomes are apt to be hidden by some overlying autosomes, it is not possible to determine the exact distribution for any given cell. On the whole the daughter second spermatocytes seem to receive about the same number, although there are some striking exceptions. In the cell shown in Fig. 76, we find that most of the planosomes are going to one side. Such cases are rare, however, occurring in 4 out of 51 counts. On the other hand slight irregularities are very common.

#### Second maturation division.

After the telophase of the foregoing division the daughter second spermatocytes pass into a resting stage, during which the autosomes lose their compact form and their affinity for the stain. The heterochromosome elements persist as deeply staining nucleoli. A careful examination of cells at this stage has been made in order to determine if any of the small bodies which were found in the spindle were left out in the cytoplasm when the nuclear wall was formed. There is no evidence that this has happened. On the other hand, we find lying free in the reticulum of this resting stage, very

small densely-staining particles which undoubtedly represent the planosomes and ctetosomes.

The autosomes of the second division are reconstructed from the reticulum of the resting stage, as was the case with *Maevia*; and after the nuclear wall is dissolved they are drawn into the spindle. In the early metaphase, there are two points of interest for us. The first is shown in Fig. 79, where we find the accessory chromosome dividing. The second is shown in Fig. 80 where we find two very small chromosomes dividing early. This behavior of the small bodies does not take place in all of the cells, only about half of them showing it. In all of the cells which show the accessory chromosomes, these small bodies have been seen dividing precociously, and since only half of the second spermatocyte cells show this behavior, it has been assumed that they were probably the ctetosomes. Obviously, there is no way of demonstrating this.

Telophase. The division of the autosomes is not attended by any striking irregularity. It seems to be the simple separation of V-shaped elements.

#### Planosomes.

Seen in equatorial view (Fig. 82 or 83), the autosomes are packed together in the middle of the spindle, and lying on the edge we find a varying number of very small chromosomes. As the autosomes go apart, to the two poles of the cell, we find lagging behind in the spindle numerous small bodies (Fig. 81). The number of these supernumeraries varies, but it is very interesting to note that at this time one may see with ease the spindle fibers which attach these planosomes to the centrosomes. In the figure we may see where one fiber has apparently broken loose from the centrosome.

In order to determine the number of supernumeraries present in the second spermatocyte cells, fifty-eight counts of telophase stages have been made, the results of which are given in the following table.

Table I.

No. of supernumeraries	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
No. of cells showing	1	0	6	11	6	8	5	13	4	0	0	1	1	1	1

The counts made at this time have been subject to the same errors which were pointed out for the first division and their value for this reason is not as great as it would be otherwise. When we

remember, however, that the errors are all on one side and that they tend in every case to favor undercounting; this table will be of value.

First of all, it seems probable that the very low and very high counts are due to such divisions as is shown in Fig. 76. As pointed out, in the description of this stage, such cells are not common. The rest of the cells show from three to nine supernumeraries; and when we bear in mind the chances of undercounting, this table tends to show that the supernumeraries are fairly evenly distributed. At the same time it must be admitted that the irregularities shown in Table I, might be interpreted in another way; namely, that the distribution was more irregular than was supposed.

The planosomes as a rule do not divide in the second maturation division but they lag behind in the spindle and ultimately go to one pole or the other. Twenty late telophase stages have been observed in order to determine the ultimate distribution of these bodies. The results are given in Table II. Only cells showing a cell plate are included in this count and it should be remembered that each count gave the distribution for two spermatids.

Table II.

No. of supernumeraries	1	2	3	4	5	6	7	8
No. of cells showing	4	11	8	5	1	6	3	2

This table brings out two points clearly. First, the planosomes do not divide in the second maturation mitosis, and second, it shows that the spermatids receive a varying number of these bodies, no general law being followed in their distribution.

After the telophase, a nuclear wall is formed and the autosomes of the spermatids become resolved into a very faintly staining reticulum. At this time the heterochromosomes retain their compact form and appear as densely staining nucleoli (Fig. 84). It is possible, by counting the nucleoli at this time, to determine approximately the number of heterochromosome elements present in the spermatids. Out of eleven counts taken at random, we get the following:

Table III.

1 cell had	1 Nucleolus
6 cells „	2 Nucleoli
1 cell „	3 „

1 cell had	5 Nucleoli
1 " "	6 "
1 " "	8 "

This table shows quite clearly that the ultimate distribution of the heterochromosome elements is very irregular.

The spermatids retain the condition shown in Fig. 84, for some time. Then there follows a stage when they lose their affinity for the stain and at this period the heterochromosome elements can not be distinguished except with great difficulty. After this period the sperm head begins to form.

#### Number of chromosomes.

Spermatogonial stages are lacking from my material; so no observations have been made on cells of this period. The primary spermatocyte cells are unfavorable for study as there is much overlapping of the autosomes. For counts of this form, equatorial plates of the second division have been relied on. Fig. 82 and 83 show typical cells of this division. There are sixteen autosomes present in the equatorial plate at this time. The diploid number of autosomes would be on this basis as follows:

Autosomes	32
Accessory chromosome	2
Supernumeraries	9 (?)
<hr/>	
Total	43

The above account has been based on a study of one specimen preserved in BOUIN'S liquid. Comparison has been made of the behavior of the chromosomes of this specimen with two other males which were preserved in PETRUNKEVITCH'S sublimate. The same behavior of the supernumerary chromosomes was found in all cases. All of the specimens have the ctosomes but the number of planosomes varies, as we should expect. One specimen showed seven supernumeraries in a telophase stage of the first division, while the other showed very few, only three or four. It should be noted that the three males studied came from an isolated section of woods near New Haven, Conn.

#### Spermatogenesis of *Spermaphora meridionalis*.

The *Pholcidae* have given the most unsatisfactory preparation of any of the spiders studied up to the present. The germ cells

are very small and furthermore, no killing fluid has been found which would give good preservation. Two species were sectioned, *Pholcus phalangoides*, a very common form all over the country, and *Spermaphora meridionalis*, which is a common house spider in Virginia.

It has not been possible to follow the history of the germ cells in any detail for the *Spermaphora*. In the first maturation division the accessory chromosome appears to be made up of two elements and these pass undivided to one pole (Fig. 85). No planosomes have been observed at this division. The spermatids are of two kinds; part of them carry the accessory chromosome elements and part lack them. Thus the Pholcidae fall in line with the rest of the spiders, in this respect.

### Spermatogenesis of *Callilepis imbecilla*.

The *Drassidae* are usually considered by arachnologists as being a primitive family of spiders. The representative of this group which was studied, was the common species *Callilepis imbecilla*. Only one specimen was studied, but this has given an abundance of maturation division stages. Spermatogonial divisions are lacking from the material.

#### First maturation division.

The general processes going on during the growth period are closely similar to those found in *Maevia vittata*. The pachytene stage does not show any marked "bouquet" formation; however, we often find lying free among the threads of this period as many as three small densely staining bodies, in addition to the accessory chromosome elements (Fig. 86 P). Practically all of the cells show these bodies, though a varying number is seen.

The spindle of the first maturation division shows the accessory chromosome as two very long rod-like elements lying outside of the general circle of autosomes (Fig. 87). The relative size of the accessory bodies as compared with the autosomes is larger than in any other form studied. In equatorial view (Figs. 88 and 89) the accessory may be seen in cross-section.

Early in the metaphase, the accessory chromosome passes undivided to one pole of the cell; the autosomes divide and as they go apart we find several small chromosomes lagging behind in



the spindle (Fig. 90). In the case of the very small chromosome I have been able to trace its course through the division. It does not divide and cells have been observed in which it went to the side which had received the accessory chromosome, and cells which did not receive the latter body. Its distribution seems to be a matter of chance. In the case of the other two bodies, only one of which is shown in Fig. 90, I have not followed their course in detail, but there is no reason for thinking that their behavior is different from that of the smaller body.

#### Second maturation division.

The accessory chromosome divides early in the second division. The course of the small planosomes has not been traced but they do not lag behind in the spindle after the autosomes go apart.

The equatorial plates of this form are unusually flat for spiders and there is little or no over-lapping. Seven flat plates were counted, such as shown in Fig. 88 or 89, and they all gave the same number of autosomes, which is ten. On this basis the somatic number would be as follows:

Autosomes	20
Accessory chromosome	2
<hr/>	
Total 22 excluding the planosomes.	

#### Spermatogenesis of *Linyphia marginata*.

Only one specimen of this form has been studied, and it was too immature to show any spermatocyte divisions. But cells in all phases of the growth period were found, and these agree in every detail with the behavior found in the other forms studied. During the pachytene stage the accessory chromosome elements appear as two rods taking the stain very deeply. There were no indications that a planosome was present in this specimen.

Counts made on spermatogonial cells would indicate that the chromosome number was low, probably about 10 for the haploid number.

#### Spermatogenesis of *Epeira sericata* (*sclopetaria*).

*Epeira sericata* has been studied as a member of the highly specialized family of *Argiopidae*. This is the same species worked

upon by BERRY (1906), and I can confirm in detail the description of that author. There are a few points not described by BERRY, which are of interest to us in the present comparative study.

The rest period of the young primary spermatocytes can be seen in all of the slides although BERRY failed to find it in her preparations. During the synaptic contraction we have a very striking behavior on the part of the accessory chromosome. It usually lies free in the nuclear cavity entirely apart from the contracting leptotene-threads. And in the second contraction (Fig. 91) it shows the same behavior. Here the early appearance of the centrosome is also shown.

During the first division the accessory chromosome (Fig. 92) is made up of two elements and these pass undivided to one pole early in the division, as described by BERRY. During the second maturation division the accessory chromosome divided and, as a result, half of the sperm carry the accessory chromosome and half lack this body.

Chromosome counts have not been made in this form, but BERRY's count would indicate the following:

Autosomes	22
Accessory chromosome	2
Total	<hr/> 24

It should be stated that BERRY derived the accessory chromosome from one spermatogonial chromosome; but from a study of other forms, it seems probable to me that she was mistaken in this. I regret to say that my material was too mature to allow a study of this point on the same form used by BERRY.

### Spermatogenesis of *Xysticus triguttatus*.

As a representative of the family of *Thomisidae* — the Crab-spiders — this common species has been studied. This spider matures about the middle of May, at New Haven, and it may be caught in unlimited numbers by "sweeping" grass and flowers with a fine-meshed net.

#### First maturation division.

The rest period presents one point of interest shown in Fig. 93. Here we find, in addition to the accessory chromosome elements, a very small body, marked "*P*". During the growth period this body

behaves as a planosome. During the first division the accessory chromosome lies outside of the general circle of autosomes, and this body passes to one pole early in the metaphase. It is clearly made up of two elements, as a glance at Fig. 95 will show.

### Second maturation division.

In the second division the accessory chromosome divides. Seen from equatorial view, the autosomes of this division lie well apart, as shown in Fig. 96. After the autosomes have divided, we often find lagging behind in the spindle one very small chromosome (Fig. 96). This is probably the planosome which we found during the growth period.

### Number of chromosomes.

The haploid number of chromosomes is eleven, see Figs. 95 and 96. The chromosome formula would be then:

Autosomes	22
Accessory chromosomes	2

Total 24 excluding the planosome.

Three males were studied, only one of which showed the presence of the planosome. In other respects the three specimens were alike.

### Spermatogenesis of *Anyphaena saltibunda*.

The behavior of the nuclear elements during the growth period is the same as that found for *Maevia vittata*. It is interesting to note that in the pachytene stage we often find two very small but densely staining elements which probably represent planosomes.

The spindle of the first division usually shows the accessory chromosome as two rod-like elements lying in the usual position for it (Fig. 99). In equatorial view, the autosomes are arranged in a general circle. Another rather constant feature of the equatorial plate is the appearance of the small chromosome, marked "P" in Fig. 99.

During the early metaphase the accessory chromosome passes undivided to one pole. I have not followed the course of the very small chromosome during this division.

The accessory chromosome divides during the second maturation mitosis. After the autosomes have gone apart, we find as many as

three very small bodies lagging behind in the spindle (Fig. 101). The ultimate distribution of these bodies would seem to be a matter of chance.

#### Number of chromosomes.

Flat equatorial plates of both the first and second division spindles were counted (Figs. 99 and 100) and nine is the haploid number of autosomes. The chromosome constitution of the specimen studied would be then:

Autosomes	18
Accessory chromosome	<u>2</u>
Total	20 not including the planosomes.

#### Spermatogenesis of *Agalena naevia*.

No description will be given of the course of the chromosomes in this species, as WALLACE has already done this in her admirable paper. It seems well to call attention to one feature of WALLACE's paper: namely, her estimate of the number of chromosomes. She estimated that the haploid number was at least twenty-five, although in some cases she found more. I have not been able to make accurate counts in this form but from the preparations examined, it seems certain that WALLACE over-estimated the number. It seems probable that it is more nearly fifteen.

#### Spermatogenesis of *Dolomedes fontanus*.

The *Pisauridae* are represented in my preparations by *Dolomedes fontanus* and, in many respects, this form has proved the most instructive of any of the spiders studied. One is able here to follow the course of the autosomes after the synaptic contraction with almost schematic clearness. Observations have been made on only one specimen, which was preserved in PETRUNKEVITCH'S sublimate and stained in iron-haematoxylin.

The synaptic stages do not prove illuminating in this form, so it is not possible to say what goes on at this time. Before the first contraction we have the thin leptotene-threads and afterwards the thick pachytene-threads. There has also been an obvious reduction in the number of the threads, so that there can be little doubt that a pairing has taken place. But whether this pairing was end

to end or side by side, there is no direct evidence. From the pachytene stage until the telophase of the first division, one may follow the course of the autosomes with ease.

**Pachytene stage.** The pachytene-threads have a very marked loop-shape with the free ends lying near the accessory chromosome. The threads are thick and under very high power they show a somewhat ragged outline. There seem to be nodes and internodes along the length of the threads but no evidence of a split has been seen at this time. Later, the split which gives us the diplotene-threads appears, beginning, usually, in the middle of the threads and running towards the end (Fig. 102).

**Diplotene stage.** In this form, the pachytene-threads do not lose their orientation towards the accessory chromosome when the split appears.

After the diplotene-threads have remained with the shape shown in Fig. 102 for some time, they begin to undergo a contraction during which the autosomes of the first division will take on their characteristic forms. The processes going on at this time are very clearly shown in this spider.

As the contraction sets in, the diplotene-threads still show the longitudinal split, a general shortening of the threads takes place, and going hand in hand with this we have the two halves of the loop twisting around each other (Fig. 103). This twisting becomes more pronounced as the period goes forward (Fig. 104) until the two halves become very closely coiled about each other. As the contraction goes on further, we find that the threads are becoming thicker and are beginning to untwist, as shown in Figs. 105, 106 and 107. During this whole time one may still see the longitudinal split persisting, as shown by the figures. Later the threads completely lose their twisted shape; but at this time they take the stain very deeply, although one may still see signs of the longitudinal split which appeared early in the stage (Fig. 108). Part of the threads at this time have a ring shape (Fig. 109) while others have a rod form shown in Fig. 108.

As the contraction goes still further, there is more thickening of the threads (Fig. 110) and these bodies take the stain very deeply. Usually the split is still clearly seen at this time and we can generally tell what shape the autosome under observation will have. For example, the chromosome shown in Fig. 110, will form a V-shaped body in the early prophase.

The contraction goes on until the autosomes have the thick heavily-staining compact forms which are so characteristic of them during the first division (Fig. 111). Even at this time, one may see in some of the autosomes a distinct split running the length of the bodies, a split which undoubtedly represents that appearing earlier.

During the first division we have two types of autosomes in this form, which are much like those shown for *Maevia vittata* in Figs. F and G. The way in which these bodies separate is shown in Figs. H and I.

In the first division the accessory chromosome is made up of two elements, and these pass to one pole early in the division (Fig. 112). A rather constant feature of the first division spindle is the precocious division of a very small chromosome shown in the figure. In equatorial view the autosomes lie well apart and counts are made with ease (Fig. 113). During the second maturation period the autosomes enter a resting stage.

The accessory chromosomes divide early. The autosomes appear as elongated rods, as shown in Fig. L for *Maevia vittata*.

#### Number of chromosomes.

Repeated counts gives the haploid number of autosomes as 12 (Fig. 113). The constitution of this form then is as follows:

Autosomes	24
Accessory chromosome	2

Total 26 not including the planosomes.

#### Spermatogenesis of *Lycosa communis*.

As a representative of the family of *Lycosidae* — the wolf spiders — the common form has been chosen. A study of this family seemed desirable because MONTGOMERY has published a description of the spermatogenesis of a closely allied form, *Lycosa insopita*. The description which he gives of the accessory chromosome has been called into question by BERRY working on *Epeira scolopetaria* and by WALLACE working on *Agalena naevia*, but no one has ever studied a member of this family in order to clear up the subject.

There are four points of especial interest for us in MONTGOMERY's description. I. He derives the accessory chromosome from two spermatogonial chromosomes which conjugate during the growth

period. In the first maturation division he describes thirteen bivalent chromosomes, one of which must be the accessory though he was not able to identify this body. II. While he states that he could not distinguish the accessory body from the other chromosomes, he adds, "We can say positively that the whole bivalent heterochromosome does not pass undivided into one of the second spermatocytes" (p. 180). III. He describes, in the spermatogonial divisions, the presence of two very small chromosomes, the history of which he could not follow with certainty.

"Two of these spermatogonic chromosomes are very small (*S*); the subsequent history of these could not be ascertained with any degree of certainty" (p. 175). Again, "In the equatorial plate of the first spermatocyte (figs. 53, 54) are found thirteen larger bivalent chromosomes, and sometimes a minute chromatin body (*S*); which does not appear to be bivalent, at least it is not bipartite. The latter may represent one of the two minute chromosomes of the spermatogonial (fig. 41); one of these small bodies is occasionally found in the monaster stage of the second spermatocyte (figs. 62, 63)" (p. 178). IV. He states, "There is no rest stage in the spermatocytic history" (p. 175).

WALLACE found, in *Agalena naevia*, that the accessory chromosome arose from two spermatogonial chromosomes, and in this respect her work agrees with that of MONTGOMERY, but she found that the accessory elements passed to one pole in the first maturation mitosis, a behavior which had been described by BERRY in an earlier work. It seemed altogether probable, therefore, that essentially the same behavior would be found for the Lycosidae when they were re-examined. From MONTGOMERY's description, it seems probable that he had in *Lycosa insopita* either two microchromosomes or else two planosomes.

Spermatogonial division stages that are suitable for study are lacking from the material examined so that it has not been possible to follow the behavior of the accessory elements during this period.

Contrary to MONTGOMERY's description for *Lycosa insopita*, there is a very distinct rest period for *Lycosa communis* (Fig. 114). In this figure we see, besides the large nucleolus, which represents the accessory elements, two very small nucleoli (*P*). These persist as distinct deeply-staining bodies during the whole growth period.

In the first division, the accessory chromosome lies on the outside

of the circle of autosomes (Fig. 115) and it passes to one pole very early in the metaphase, undivided. At least one of the very small chromosomes may pass early to one pole but I have not determined whether or not it divides at this time (Fig. 115).

After the first division the autosomes become diffuse and form a lightly staining reticulum, during which time the accessory chromosome elements retain their compact form. This constitutes a very distinct rest period. During the metaphase, the accessory elements divide, as in other spiders.

#### Number of chromosomes.

Counts made on flat equatorial plates of the first division, such as shown in Fig. 116, give the haploid number of autosomes as 10. On this basis, the chromosome constitution would be:

Autosomes	20
Accessory chromosome	<u>2</u>

Total 22 excluding the supernumerary bodies.

As may be seen from the above description, *Lycosa communis* agrees in all essential particulars with the other spiders studied, and there seems little reason for supposing that a re-examination of *Lycosa insopita* would afford different results.

#### Spermatogenesis of *Oxyopes salticus*.

As a member of the family of *Oxyopidae*, the common southern form was studied. The spermatogenesis of this form shows essentially the same behavior of the autosomes and of the accessory chromosome which we have found in the other forms studied. In the first maturation division the accessory chromosome passes to one pole undivided, early in the metaphase (Fig. 117). Sometimes we may find attached to the accessory elements two very small bodies which appear as ctetosomes. Unfortunately, both of the specimens are not well preserved so that the course of the bodies could not be followed through the maturation division. In equatorial view, we find 10 autosomes. On this basis the chromosome constitution of this form would be:

Autosomes	20
Accessory chromosome	<u>2</u>

Total 22 excluding the supernumerary elements.



## Part IV. Discussion.

## 1. Irregularities.

Under the present heading I wish to call attention to some irregularity which may be shown by the autosomes during the maturation divisions. The usual behavior of the autosomes, as shown by many of the figures, is, for these bodies to divide after the accessory chromosome had gone to one pole. It may happen, however, that one or two of these bodies divide early, as shown in Fig. 38. At first sight this is apt to confuse the observer and no doubt some of the earlier incorrect observations on the accessory chromosome were due to such figures as shown in 38. This is particularly true of the specimen of *Lycosa communis*. Here very frequently one of the bivalent autosomes divides before the accessory goes to one pole. A case of this is also shown in Fig. 54, for the tufted variety of *Maevia vittata*.

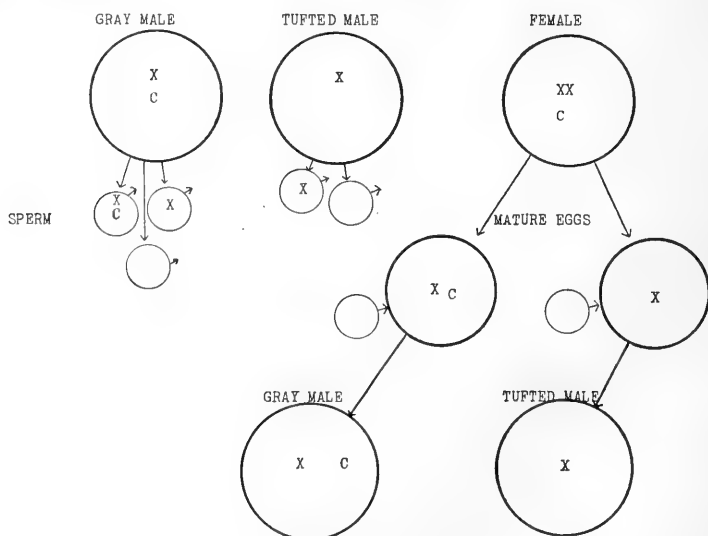


Diagram III.

This irregularity seems to be of no consequence and does not affect, as far as I have been able to determine, the ultimate distribution of the autosomes. I have seen no evidence, with exception of the peculiar planosomes, that the chromosome number varies among the different individuals of a species.

## 2. The Accessory Chromosome of spiders.

The origin of the accessory chromosome has been determined for only one spider in the present study and since the evidence has already been given there is no need of repeating it here.

The fact that the accessory chromosome elements may appear as separate chromosomes during the spermatogonial division is not peculiar to spiders. GROSS (1904), showed that the accessory elements of *Syromastes marginatus* came from two spermatogonial chromosomes and his work was later confirmed by WILSON (Study IV) who showed also that the female carried two measures of the accessory bodies. Essentially the same thing was found by MORGAN in the case of *Phylloxera fallax*; by PAYNE in some of the Reduvioids (1909), and by EDWARDS (1910), in *Ascaris lumbricoides*.

No Y-element has been found in any of the 13 families of spiders studied up to the present time. In every case the accessory chromosome is made up of X-elements, the two rods lying side by side during the maturation period and acting as a single body; see Figs. 5, 38, 54, 65, 71, 85, 87, 92, 94, 98, 112, 115 and 117. The accessory elements pass undivided to one pole and as a result, part of the second spermatocytes carry them and part lack them. In the second division when the accessory chromosome is present it divides. Thus the sperm are dimorphic as regards this body, one half of them carrying the accessory chromosome and half lacking them.

It must be evident that while the accessory chromosome may arise from two spermatogonial chromosomes, it behaves during the maturation divisions as a single element and that the type of distribution, which we find among spiders, is the same as that found in *Anasa tristis* and other like forms as described by WILSON.

This constant behavior and appearance of the accessory chromosome in the various families of spiders, including the most primitive forms studied as well as the highly specialized families, is very suggestive. Recent palaeontological works on spiders, especially a monograph by Pocock (1910), have shown that even in very early geological periods we have highly specialized families such as the *Argiopidae*. And it does not seem improbable, indeed we may say with certainty, that many of the families which we know today sprang from the parent stem very early and have existed in much their present form for millions of years. It is a very interesting

and significant fact that the accessory chromosome should show the same behavior and the same form in thirteen families of spiders, families which must be separated from one another, phylogenetically, by very long periods of time. One conclusion may be drawn from this fact with a reasonable degree of certainty, namely, that the accessory chromosome must have had a very important and constant function in the life of these spiders. This conclusion is the more striking when we remember the changes which have taken place in the autosomes, particularly with regard to the reduction in the number present in the cells of the different species. It is difficult to conceive how the accessory chromosome could have persisted with the same form and the same behavior unchanged through the great lengths of time which these spiders have lived, unless its function has been the same throughout the group.

### 3. Determination of sex.

Through the works of WILSON, it has become a thoroughly established fact, that the accessory chromosome has to do with the determination of sex and sex-linked inheritance. WILSON (1911) has given such a comprehensive review of this whole subject that we shall do no more than call attention to the fact that the behavior of the accessory chromosome elements in spiders is in entire accord with the results which WILSON and others have obtained through a study of insects.

In spiders half of the sperm carry the accessory chromosome elements and half lack these bodies. The female carries two measures of the accessory chromosomes and while the oogenesis has not been worked out, it seems certain that each egg will be found to carry one measure of these bodies. Sex will be determined then according to the following scheme.

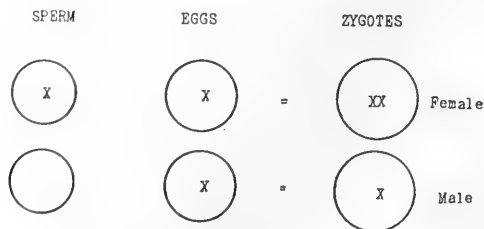


Diagram IV.

#### 4. Origin and behavior of the ectosomes and planosomes.

In studying the behavior and distribution of the peculiar supernumerary bodies in spiders, the observer encounters several difficulties which require the exercise of a great deal of caution and make the work somewhat unsatisfactory.

Aside from the error of observation, there are two directions in which one is apt to be misled. The first of these lies in the fact, that, with preservatives which contain osmic acid, the yolk and fat granules tend to stain black. And while such granules show an entirely different behavior from chromosomes, still in any given cell, it is not always possible to say what is fat granule and what chromatin; and when one wishes to study the very small chromosomes, it is impossible with these artifacts present. As pointed out in the beginning of this work, this difficulty has been avoided by using killing fluids which did not contain osmic acid and whenever possible, two fluids of a different nature were used.

The second difficulty is of another kind. BOVERI (1890) has shown that with the use of iron-haematoxylin, cell structures stain concentrically. WILSON has shown (Study II) that the same was true of the chromosomes. This fact forces one to be very cautious in a study of the behavior of these small bodies. When one differentiates too far, the supernumerary chromosomes tend to disappear from view. This point may be brought out more clearly in the following way. In one of the slides of *Amaurobius sylvestris*, the distribution of the supernumerary chromosomes was studied and in some cases drawings of the cells were made. In every case the position of the cell was noted by a mechanical stage. Later certain prophase stages were found on the same slide which were not differentiated quite far enough to be studied advantageously. The cover slip was removed and the sections redifferentiated for these prophase cells. On returning later to an examination of the other cells, some of which had been drawn, it was found that the planosomes were apparently missing, but on close examination, little blotches just a trifle darker than the surrounding cytoplasm were seen where these bodies had been. This made it clear that one has to be careful in differentiating not to carry it too far.

After guarding against the errors described above, the observer may still find it difficult to know just how small a granule may be

considered as a planosome. In such cases the criterion must be behavior.

PAYNE (1913) mentions the occurrence of yolk granules in the anaphase and telophase of the division of *Reduviidae*. He states that he considers them as yolk granules because they never divide. However, it seems that we should not make division the criterion by which we judge the character of a body during the maturation period. It is true that division will be a very useful point and decisive when it can be observed, yet this is not the essential characteristic which we should look for. It seems to me, that the main point is, whether or not the body in question is connected with the centrosomes by means of spindle fibers or to some other chromosome.

Practically, however, it is not always possible to determine whether or not a body is connected to an individual fiber. So we are forced to judge by its ultimate behavior in determining the character of any body which lies in the spindle. If we can follow the course of a body through both divisions and find that it goes to one pole or the other, I think we are safe in saying from the little we know of the mechanism of cell division, that such a body probably has a spindle fiber, though we may not be able to see it.

It is suggested then, that in determining the character of a body lying in the spindle, we observe three things. First, does the body divide at any time during karyokinesis? Second, is it connected by means of fibers to either of the centrosomes? Third, does it show any definite distribution to the two daughter cells resulting from the division. Either the first or second point would be decisive when certainly determined. In case, however, these two points were not settled, the third would be sufficient. For if a body is moved to one pole or the other during two successive divisions, we are safe in assuming that it is connected to one or both of the centrosomes and that its movement is not accidental.

The further question arises, are the small bodies which fill these requirements really chromatic in nature. WILSON (1905) defines a chromosome as follows: "I shall apply the term chromosome to each coherent chromatin mass, whatever its form, mode of origin, or valence, which as such enters the equatorial plate" (p. 374 Study I). It is evident that if a body fulfills the requirements outlined in the preceding paragraph, and gives the chromatin

reaction for a number of different stains, it should be considered as a chromosome, if we accept WILSON's definition.

Turning to the spiders, let us see how far the small bodies found in the spindle of many different families conform with these requirements. It must be clear from the description which has been given of the ctetosomes and planosomes, that they show every characteristic required. The planosomes may divide as has been shown. In a great many cases it is possible to see that they are connected by spindle fibers to the centrosomes of the cell. And it has been possible also to follow their course through both of the maturation divisions. So that whatever view we may hold for these small bodies, whether we regard them as bodies which have a function, or had a function which has been lost, we must still regard them as chromosomes in every sense of the word.

Before going further, I wish to emphasize that there are very important differences between the ctetosomes and planosomes. Both types of chromosomes are found in *Amaurobius sylvestris*. In the case of the ctetosomes we find that they are invariably associated with the accessory chromosome during the first maturation division, and pass undivided with that body to one pole of the cell.

The planosomes do not show any relation with the accessory elements but act as independent chromosomes; they may or may not divide, and their ultimate distribution is very irregular.

At first sight this division into ctetosomes and planosomes may seem arbitrary, but after a study of thirteen families of spiders, I have been led to believe that these two types of bodies are fundamentally different, not only with regard to their behavior but in their origin as well. We have two types of bodies in the two varieties of *Maevia vittata*. Below is given a summary of the points of similarity and difference, shown by the ctetosomes and planosomes.

#### Ctetosomes.

#### Planosomes.

- |  |   |
|--|---|
| 1. Appear in the rest period of the first spermatocyte.                    | 1. Appear in this rest period.  |
| 2. Fuse with the accessory chromosome elements during this rest period.    | 2. Fuse with the accessory chromosome elements during the rest period.              |
| 3. Do not separate from the accessory chromosome during the growth period. | 3. Always separate from the accessory chromosome elements during the growth period. |

- |  |  |
|--|--|
| 4. Always associated with the accessory chromosome during the first maturation division, and pass early with that body undivided to one pole.<br>5. Appear to divide in the second maturation division.<br>6. Ultimate distribution seems to follow some rule. | 4. Always separate from the accessory chromosome during the first division may divide; have spindle fibers of their own. Often lag behind in the spindle.<br>5. Do not divide in the second division but lag behind in the spindle.<br>6. Ultimate distribution very irregular and apparently simply a matter of chance. |
|--|--|

In such forms as *Maevia* or *Amaurobius*, the differences between the ctetosomes and planosomes are very striking, but the question whether or not intermediate forms may not exist is not answered. After a study of other forms, including species of eleven families of spiders, all of the evidence would seem to indicate that the two types of bodies are fundamentally different.

#### Origin of ctetosomes and planosomes.

Three possibilities will be considered for the origin of the ctetosomes and planosomes. 1. That they arise from the Y-chromosome, as suggested by WILSON (Study VI). 2. That they are microchromosomes which have degenerated. 3. That they come from autosomes which have lost their function.

1. WILSON, in his study of *Metapodius*, suggests that the supernumerary chromosomes of that form are derived from the Y-element, which failed to separate from the X-element during the second division. In the following generations the Y-element would not have any function, as the X-element would predominate and thus the former body would pass through the division as a "supernumerary chromosome". STEVENS (1912) was inclined to explain the supernumeraries of *Ceuthophilus* and *Diabrotica soror* in the same way.

Will such an explanation be satisfactory for the supernumeraries of spiders? To begin with the case is somewhat different, for in the Hemiptera, in closely allied forms, the Y-element may be present or absent. In the spiders, however, in the thirteen families studied no evidence of the Y-element was found. In this case, would it be logical to derive the supernumerary chromosomes from it? But there are still more striking reasons why the origin suggested by WILSON will not apply to all of the supernumeraries of spiders.

When we consider the planosomes, such an explanation proves inadequate to account for the facts. The various works on spiders

have made it clear, that the first maturation division is the reduction division, as far as the sex-chromosome is concerned, and were a Y-element present in the germ cells of spiders, it would separate from the X-element during this division. That is, the Y-element would pass undivided to one pole and in the second maturation division it would divide, presumably. The planosomes may divide in the first maturation division and in the second division they may appear bipartite although they do not usually divide. The fact that the planosomes may be bipartite in the second division, has been interpreted as indicating that they probably did divide at one time, in the history of the spider in question. Now were we to derive the planosomes from a Y-element, we should expect that they would pass undivided to one pole during the first division and that during the second division, they would divide. As a matter of fact, their behavior is just the reverse of this and in order to explain their origin from the Y-element, we should have to assume that the Y-element secondarily acquired the division mechanism for the first maturation mitosis and lost this mechanism for the second division. At the present time, such an assumption would not seem justifiable.

In the case of the ctetosomes, WILSON's suggestion would not have the objections offered for the planosomes. For during the first division the ctetosomes do not divide. In the second division they seem to divide. This behavior is much like that of the Y-element, such as is found among many of the Hemiptera. The fact that the ctetosomes show a close association for the accessory chromosome during the growth period might also be interpreted as indicating the close relation of the two. Were this explanation correct, we should expect to find the Y-element persisting in some primitive spider. Aside from the fact that no Y-element has been found as yet, there is no reason for not accepting it as the origin of the ctetosomes, at least for the present.

2. We turn to the second possibility that the planosomes are derived from the microchromosomes. The behavior of these two types of bodies is so closely similar that when *Amaurobius sylvestris* was first examined, it was believed that a large number of these m-chromosomes was present. Further study made it clear that the planosomes were too irregularly distributed to be regarded in this way.

The behavior of the m-chromosomes has been described by many



authors working on the Hemiptera. Very briefly we may compare them with the planosomes.

#### Planosomes.

1. Appear early in the growth period of the primary spermatocytes and persist as distinct nucleoli during this period and during the prophase.
2. Divide in first division.
3. They show signs of division during the second maturation period but usually lag behind and are irregularly distributed to the spermatids.

#### Microchromosomes.

1. Tend to condense early in the growth period and persist as separate nucleoli during this time and in the prophase.
2. Divide in first division.
3. Divide in second period but may show some irregularity in their behavior at this time.

Except for the irregular distribution of the planosomes we should not hesitate to call them microchromosomes, and it seems very probable that the planosomes of spiders are derived from this source.

3. The third possibility that the planosomes may be derived from the autosomes, which have lost their function and are degenerating, is theoretical and up to the present time no evidence has been noted which would tend to support this. At the same time, the study of the spermatogenesis of spiders has led me to think that going hand in hand with the development of the various families we have had a reduction in the number of chromosome units (or autosomes as we call them). It is too early, as yet, to make this as a generalization, for it is impossible to say, at the present time, what should be considered as a primitive spider and what a highly specialized form. Nor does palaeontology throw any light on the subject. At the same time, when we arrange the thirteen families studied with regard to their characters, as we consider them at the present time, the less specialized have the greater number of autosomes. And the presence of supernumeraries suggested that these bodies might be derived from autosomes which were undergoing degeneration.

In outlining the three possibilities above, for the ctetosomes and planosomes, we have not wished to exclude other possibilities, such as, for example, that these peculiar bodies have arisen from the cytoplasm of the cell, et cetera. The three suggestions given, seem, at the present time, the most plausible explanations of the supernumeraries. So far the evidence would appear to indicate a

different origin for the ctetosomes and planosomes, the former being derived from a Y-element and the latter from degenerating m-chromosomes.

### Function of ctetosomes and planosomes.

Whether the supernumeraries have any function in the germ cells of spiders cannot be determined by a pure cytological study.

As will be pointed out, however, it seems probable that the ctetosomes may play a part in heredity.

With regard to the planosomes there is no evidence that they are concerned with inheritance. No variation has been noted in the spiders which carry a different number of these bodies but, of course, it is impossible to say whether or not they may have a function.

### 5. Autosomes.

WILSON, in his recent paper (Study VIII), has given such a comprehensive discussion of the general problems relating to the growth period, to the question of synapsis and the time of the reduction division, that it will be unnecessary to discuss these subjects in a detailed comparative way. From the telophase of the last spermatogonial division up to the formation of the spermatids, the changes going on in the autosomes may be conveniently divided into a number of periods for spiders, as was done by WILSON for *Oncopeltus* and *Lygaeus*. A full description has been given of these stages in the foregoing pages, so we shall only give an outline here.

a) Immediately following the prophase of the last spermatogonial division, there is a rest period for all spiders, when the autosomes become diffuse and lightly staining, while the heterochromosome elements retain their compact form. This stage is followed by the gradual collection of the autosomes into chromatin knots.

b) Formation of the chromatin knots from the reticulum of the resting stage. These knots are massive bodies, more or less irregular in outline, and are connected to each other by very fine linin threads. The accessory chromosome remains as a double nucleolus and can be distinguished by its large size and smooth outline.

c) No distinct "unravelling stage" has been found for any of the spiders studied. The leptotene-threads seem to arise from the chromatin knots, by a process of elongation.

d) During this period the leptotene-threads lie scattered through the nuclear cavity.

e) Synizesis.

f) The autosomes emerge from the contraction as thick segmented threads which have a "bouquet form". This is the pachytene stage.

g) Diplotene stage, when the longitudinal split appears in the pachytene-threads.

h) Second contraction during which the autosomes take on the form which they will have during the first division. This stage has three phases, in spiders. First a twisting of the diplotene-threads takes place. Second, there is an untwisting phase. Third, the shape of the autosome is assumed.

i) Very early prophase stage when the chromosomes lie scattered through the nuclear cavity, but before the nuclear wall dissolves.

j) First division of autosomes.

k) Distinct resting stage for the young second spermatocytes.

l) Second spermatocyte division.

m) Formation of mature spermaform spermatids.

These stages show with more or less clearness in all of the spiders studied so far. No "confused stage" has been seen in any of my preparations.

#### The question of reduction.

As WILSON (VIII) has pointed out, we shall not be able to solve this problem until we determine what goes on during synizesis. No spider has been found which was instructive at this period. After the synaptic contraction, however, it has been possible to follow the course of the autosomes in a detailed way. It seems worth while, to discuss this later behavior as it throws some light on what has taken place earlier in the growth period. Perhaps at some later time it will be possible to fill out the missing chapters in the history of the germ cells.

Before synapsis, we have the thin leptotene-threads lying scattered through the nuclear cavity with no apparent arrangement. Then they are drawn to one side of the nucleus. After the contraction we have very heavy threads which sooner or later show a split. These threads are much less numerous than the leptotene-threads of the presynaptic period. If these facts, together with the appearance of bivalent chromosomes in the first division, constitute sufficient proof for a pairing of homologous leptotene-threads, then

we can accept this for spiders as has been done for so many other forms. However, this has not been proved by direct observation. Whether the leptotene-threads pair end to end or side by side, I have not been able to determine.

After the synaptic contraction, the pachytene-threads appear in the nuclear cavity with a "bouquet form". Both MONTGOMERY and WALLACE claimed to have been able to see where the two leptotene-threads were joined end to end in these pachytene-threads. I have never been able to see this in any of my preparations, and aside from appearing somewhat irregular in outline, no swellings or breaks have been seen in the threads.

A longitudinal split appears in the pachytene-threads soon after they have emerged from the synaptic contraction. This split may persist until the early prophase, and in *Dolomedes fontanus*, each of the two daughter autosomes which go to the two poles of the spindle, in the first division, carry this split. In other words, one half of the length of the split diplotene-thread goes to one pole and the other half to the other pole. If we regard this longitudinal split as separating the two conjugating leptotene-threads, then the first division in spiders is a simple equational division. If, on the other hand, we hold that end to end pairing has taken place, as was claimed by MONTGOMERY and WALLACE, then the first division is the reduction division, and the longitudinal split has no significance as regards reduction.

#### Dimorphism of the males of *Maevia vittata*.

Discussion of this question has been delayed until now in order that we might have before us the facts obtained by a study of other families of spiders. The difference which appears in the spermatogenesis of the two types of males has been given in the foregoing pages, so we need only to summarize the facts here. It has been shown that the gray variety carries two ctosomes. The tufted variety carries no ctosomes but we may find a planosome present. In the present discussion I wish to point out the possible bearing which this may have on the dimorphism of the two forms. It should be emphasized, however, that this discussion is based upon cytological evidence and that up to the present time, I have not been able to test out the conclusions in an experimental way. This I hope to do in the near future.

In looking for a cytological basis of the dimorphism found in

*Maevia vittata*, the ctetosomes commend themselves to us, rather than the planosomes, for two reasons. First, because the ctetosomes show a definite mode of distribution, while the planosomes are very irregularly distributed to the spermatids and follow no law but that of chance. Second, I have found that the ctetosomes, when present, are present in a definite number in all of the males while the planosomes vary within wide limits. It seems improbable that the latter bodies have any influence in heredity, since they may be present in large numbers or absent from the germ cells without influencing the somatic characters.

For these reasons we have discarded the planosomes as far as any hereditary significance is concerned, and it is safe to say that if the basis of this dimorphism is to be found in the chromosomes, we must look to the ctetosomes for the determining causes.

It is realized that, because a body is present in one variety and absent from the other, is no proof that it has to do with the inheritance of certain external characters. This could only be determined by breeding. But if we assume that the presence of the ctetosomes gives us the gray male while the absence of these bodies gives us the tufted males, from a cytological standpoint, the inheritance of these characters would be as follows. A glance at Diagram I, will show that the sperm of the gray variety is of three kinds: a) Sperm which carry the accessory chromosomes and the ctetosomes. b) Sperm which carry only the accessory chromosome. c) Sperm which carry neither of these elements.

Since the female carries two measures of the accessory chromosome, it follows that the sperm which carry the accessory elements, will be the female producing sperm, while the sperm which does not carry the accessory chromosome will be the male producing sperm. In other words, the female will determine the heterochromosome condition of the male. Since the males are different with regard to the presence or absence of the ctetosomes, it follows that the mature eggs must be of two kinds:

a) Eggs which carry the accessory chromosome and the ctetosomes.

b) Eggs which carry only the accessory chromosome.

A glance at Diagram III will make this clear.

On the assumption that the ctetosomes produce the gray variety while the absence of these bodies gives a tufted male, the inheritance of these characters is very simple. And although, in a constantly

crossing population the females would ultimately become of three kinds, namely: a) females which carry two measures of the ctetosomes, b) females which carry one measure of the ctetosomes and c) females which carry no ctetosomes at all, the determination of the character in the males would not vary from the simple scheme given.

One further fact which tends to give strength to the assumption that the planosomes play no part in heredity, is found in one gray male, which shows the presence of a small nucleolus in the growth period (Fig. 30). For a long time the presence of this body was not understood but the explanation is apparently very simple. If we will examine Diagram IV, it will be seen that the planosome may be carried by the female producing sperm or the male producing sperm. There is no reason why such a male producing sperm might not fertilize an egg which carried the ctetosomes, thus producing a gray male which carries the planosome. Evidently, this is what we have in the one case.

It should be pointed out further, that in the case of *Amaurobius sylvestris*, all the males examined carried the ctetosomes and these are equally distributed during the last spermatogonial division, apparently. Since the males are all alike, it seems probable that the eggs will be of one kind, as regards these bodies, and even though the ctetosomes of this form might play some part in heredity, we should not be able to see it.

It is of interest to note, that if the presence or absence of the ctetosomes determines the dimorphism of these males, and if the ctetosomes come from the Y-element, as seems most probable at the present time, then the dimorphism first appeared when the X-and Y-elements failed to separate in the first maturation division, sometime in the history of the species.

---

### Bibliography.

---

- BERRY, E. H., 1906, The "Accessory Chromosomes" in *Epeira*, in: Biol. Bull., Vol. 11, No. 4.
- BÜSENBURG, H., 1905, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- BOVERI, TH., 1890, Zellenstudien III, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 24.
- BROWNE, E. N., 1910, The relation between chromosome number and species in *Notonectus*, in: Biol. Bull., Vol. 20.
- CARNOY, J. B., 1885, La cytodierèse chez les Arthropodes, in: Cellule.
- EDWARDS, C. L., 1910, The idiochromosomes in *Ascaris megalocephala* and *Ascaris lumbricoides*, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5.
- EMERTON, J. H., 1902, Common Spiders.
- GROSS, J., 1904, Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- MONTGOMERY, T. H., 1905, The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general considerations upon chromosome reduction and heterochromosomes, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 57.
- MORGAN, T. H., 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, in: Journ. exper. Zool., Vol. 7.
- PAYNE, F., 1909, Some new types of chromosome distribution and their relation to sex, in: Biol. Bull., Vol. 16.
- , 1912, A further study of the chromosomes of Reduviidae, in: Journ. Morphol., Vol. 23.
- PETRUNKEVITCH, A., 1911, Sense of sight, courtship and mating in *Dugesia hentzi*, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Syst.
- POCOCK, R. I., 1910, A monograph of the Carboniferous Arachnida of Great Britain.
- STEVENS, N. M., 1912, Supernumerary chromosomes and synapsis in *Ceuthophilus*, in: Biol. Bull., Vol. 22.

- STEVENS, N. M., 1912, Further observations on supernumerary chromosomes and sex ratios in *Diabrotica soror*, *ibid.*, Vol. 22.
- WAGNER, J., 1896, Einige Beobachtungen über die Spermatogenese bei den Spinnen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 19.
- WALLACE, L. B., 1900, The accessory chromosome in the Spider, in: *Anat. Anz.*, Vol. 18.
- , 1905, Spermatogenesis in the Spider, in: *Biol. Bull.*, Vol. 8.
- , 1909, The spermatogenesis of *Agalena naevia*, *ibid.*, Vol. 17.
- WILSON, E. B., 1905a, Studies in chromosomes. I., in: *Journ. exper., Zool.*, Vol. 2.
- , 1905b, Studies in chromosomes, II., *ibid.*, Vol. 2.
- , 1906, Studies in chromosomes. III., *ibid.*, Vol. 3.
- , 1908a, Studies in chromosomes. IV., *ibid.*, Vol. 1.
- , 1908b, The female chromosome groups in *Syromastes* and *Pyrrocoris*, in: *Biol. Bull.*, Vol. 15—16.
- , 1909, Studies in chromosomes. V., in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 6.
- , 1910, Studies in chromosomes. VI., *ibid.*, Vol. 9.
- , 1911a, Studies in chromosomes. VII., in: *Journ. Morphl.*, Vol. 22.
- , 1911b, The sex chromosomes, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 77.
- , 1912, Studies in chromosomes. VIII., in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 13.
-



### Explanation of plates.

---

#### Plate 30.

Figs. 1 to 19 are from *Maevia villata*, gray variety. Figs. 17, 18 and 19 are photomicrographs which have been drawn over as explained in the text. Enlargement 2500:1.

Fig. 1. Spermatogonial prophase.

Fig. 2. Side view of last spermatogonial spindle.

Fig. 3. Equatorial view of spermatogonial division showing 28 chromosomes.

Fig. 4. Equatorial view of spermatogonial division showing accessory chromosomes *A* and ctetosomes *C*.

Fig. 5. Last spermatogonial division seen from the side.

Fig. 6. Telophase of the last spermatogonial division showing the ctetosomes lagging behind in the spindle.

Fig. 7. Same as above.

Fig. 8. Spermatogonial telophase.

Fig. 9. Same.

Fig. 10. Spermatogonial telophase showing accessory chromosomes lagging behind the autosomes.

Fig. 11. Polar view of very late spermatogonial telophase.

Fig. 12. "Rest period" stage.

Fig. 13. Same showing four nucleoli.

Fig. 14. Same showing four nucleoli.

Fig. 15. Same as above.

Fig. 16. Same showing three nucleoli.

Fig. 17. Same showing two nucleoli.

Fig. 18. Same.

Fig. 19. Showing the nucleoli beginning to fuse.

All of the following figures are taken from *Maevia vittata*, gray variety. Figs. 20, 25 and 33 are photomicrographs which have been drawn over.

Fig. 20. „Rest period” showing the single nucleolus resulting from the fusion of the two smaller bodies.

Fig. 21. Same as above.

Fig. 22. Name as above except that the presence of ctetosomes has given an irregular shape to the nucleolus.

Fig. 23. Same as above.

Fig. 24. Later stage showing chromatin knots.

Fig. 25. Still later stage.

Fig. 26. Leptotene stage.

Fig. 27. Same as above.

Fig. 28. Leptotene stage showing the beginning of the synaptic contraction.

Fig. 29. Pachytene stage.

Fig. 30. Same except it shows the presence of small body in nucleus.

Fig. 31. Diplotene stage.

Fig. 32. Very early prophase.

Fig. 33. Side view of first maturation spindle.

Fig. 34. Same showing quadripartite form of accessory chromosome.

Fig. 35. Equatorial view of first division showing the presence of ctetosomes.

#### Plate 31.

Figs. 36 to 48 are taken from *Maevia vittata*, gray variety. Figs. 45 to 48 made from microphotographs drawn over with pen. 2500 : 1.

Fig. 36. Equatorial view of first division showing simple two rod condition of the accessory chromosome.

Fig. 37. Same showing unequal size of accessory elements.

Fig. 38. Showing precocious division of one autosome.

Fig. 39. Telophase of first division.

Fig. 40. „Resting stage” of the young secondary spermatocytes.

Fig. 41. Second division spindle, with accessory chromosome.

Fig. 42. Equatorial view of same.

Fig. 43. Second division spindle, without accessory chromosome.

Fig. 44. Equatorial view of same.

Fig. 45. Spermatids which lack the accessory chromosome.

Fig. 46. Spermatids which carry the accessory chromosome.

Fig. 47. Spermatids which show the presence of ctetosomes.

Fig. 48. Same.

The following figures are taken from *Maevia vittata*, tufted variety. 2500 : 1.

Fig. 49. Synaptic contraction.

Fig. 50. Same showing planosome in nuclear cavity.

Fig. 51. Pachytene stage.

Fig. 52. Same showing the pachytene-threads after they have lost their loop-like form.

Fig. 53. Very early prophase showing the planosome.

Fig. 54. First division showing accessory chromosome.

Fig. 55. Same showing planosome.

Fig. 56. Equatorial view showing planosome.

Fig. 57. Same.

Fig. 58. Telophase of first division.

Fig. 59. „Resting stage” of young secondary spermatocyte.

Fig. 60. Second division showing precocious division of accessory chromosome elements.

Fig. 61. Telophase of second division showing planosome lagging behind in spindle.

Fig. 62. Spermatid showing presence of planosome.

### Plate 32.

Figs. 63 and 64 taken from dividing gland cells of the female of *Maevia vittata*. Figs. 65 and 66 taken from the testis of *Dugesia hertzi*. The rest are drawings from *Amaurobius sylvestris*.

Fig. 63. Dividing gland cell of the female of *Maevia vittata* showing the accessory chromosomes.

Fig. 64. Equatorial view of same taken from two consecutive sections.

Fig. 65. First division in *Dugesia hertzi* showing accessory chromosome.

Fig. 66. Equatorial view of same.

Fig. 67. „Rest period” for *Amaurobius sylvestris*.

Fig. 68. Same.

Fig. 69. Pachytene stage of *Amaurobius sylvestris*.

Fig. 70. Late diplotene stage showing the early appearance of the centrosomes.

Fig. 71. First division in *Amaurobius sylvestris*.

Fig. 72. Same, showing three ctetosomes.

All following figures are taken from *Amaurobius sylvestris*. 2500 : 1, except 73.

Fig. 73. Showing accessory chromosome with ctetosomes. Very much enlarged.

Fig. 74. First division showing accessory chromosome and planosomes.

Fig. 75. Telophase of first division.

Fig. 76. Same as above.

Fig. 77. Same as above.

Fig. 78. Equatorial view of first division.

Fig. 79. Second division showing accessory chromosomes.

Fig. 80. Same showing ctetosomes dividing early.

Fig. 81. Telophase of second division.

Fig. 82. Equatorial view of second division spindle.

Fig. 83. Same as above.

Fig. 84. Spermatid.

### Plate 33.

Figs. 85 to 101 have been made from members of five families. 2500 : 1.

Fig. 85. First division of *Spermaphora meridionalis*.

Fig. 86. "Rest stage" in *Callilapis imbecilla*.

Fig. 87. First division in *Callilepis imbecilla*.

Fig. 88. Equatorial view of same.

Fig. 89. Same as above.

Fig. 90. Telophase of first division, showing planosomes.

Fig. 91. Late diplotene stage in *Epeira sericata*.

Fig. 92. First division of *Epeira sericata*.

Fig. 93. "Rest period" of *Xysticus triguttatus*.

Fig. 94. First division of *Xysticus triguttatus*.

Fig. 95. Equatorial view of same.

Fig. 96. Equatorial view of second division in *Xysticus triguttatus*.

Fig. 97. Telophase of second division in *Xysticus triguttatus*.

Fig. 98. First division of *Anaphaena saltabunda*.

Fig. 99. Equatorial view of same.

Fig. 100. Equatorial view of second division in *Anaphaena saltabunda*.

Fig. 101. Telophase of same.

Figs. 102 to 111 are all drawn to a very large scale. The proportional size of the threads, however, is accurate. The rest of the figures 2500:1.

Fig. 102. Diplotene-thread of *Dolomedes fontanus*.

Fig. 103. Same showing the beginning of the twist.

Fig. 104. Same showing still more twisting.

Figs. 105 to 107. Showing untwisting of the thread.

Fig. 108. Later stage of same.

Fig. 109. Same.

Fig. 110. Still later stage when the autosomes are beginning to take on the form which they will have during the division.

Fig. 111. Fully formed autosome of *Dolomedes fontanus*.

Fig. 112. First division in *Dolomedes fontanus*.

Fig. 113. Equatorial view of same.

Fig. 114. "Rest period" for *Lycosa communis*.

Fig. 115. First division in *Lycosa communis*.

Fig. 116. Equatorial view of same.

Fig. 117. First division in *Oxyopes salticus*.

#### Plate 34.

The drawings in this plate are drawn to a very large scale. As explained in the text, measurements were made of the chromosomes by means of a micrometer eye-piece.

Fig. A. Autosomes from spermatogonial prophase in *Maevia vittata*.

Fig. B. Accessory chromosome from *Maevia vittata*, "gray variety",

Fig. C. Same as above.

Figs. D, E, F, G. Show the two types of autosomes which occur during the early prophase in the first division of *Maevia vittata*, "gray variety".

Figs. H, I, J, K. Show the way in which these autosomes divide.

Figs. L, M. Autosomes from the second division of *Maevia vittata*, "gray variety".

Fig. N. Showing shapes of autosomes in first division of *Amaurobius sylvestris*.

Fig. O. Showing the form of the centrosomes taken from the same cell in *Amaurobius sylvestris*.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The growth of the shell in the lamellibranch *Dosinia discus* (Reeve).

By

**W. J. Crozier.**

(Contributions from the Zoological Laboratory of the Museum of  
Comparative Zoology at Harvard College, No. 250.)

With Plate 35 and 4 figures in the text.

---

## Contents.

	Pages
Introduction . . . . .	577
Material . . . . .	578
Measurements . . . . .	579
Discussion . . . . .	580
Summary . . . . .	583

## Introduction.

Statistical studies of the relative growth of the several dimensions of the animal body have been carried on chiefly with reference to vertebrates, and more particularly in the case of mammals. The results thus far obtained are of considerable significance for the theoretical interpretation of growth phenomena (cf. HATAI, 1911, 1913). The present note is an attempt to extend these methods to the investigation of the growth of certain shell characters in a lamellibranch.

### Material.

During the summer of 1912 a number of specimens of *Dosinia discus* (REEVE, 1850) were secured at Beaufort, N. C.<sup>1)</sup> The genus *Dosinia* is considered to be one of the most highly developed of the *Veneridae*; its shell is distinguished from that of other members of the family by a number of characteristics, which include the long,

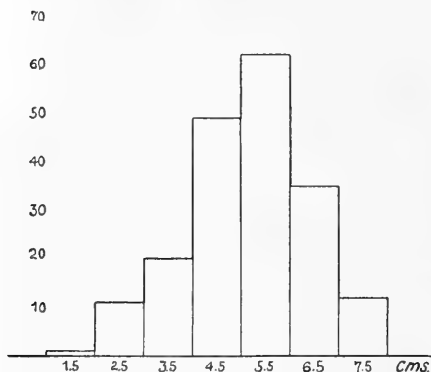


Fig. A.

Length-frequency distribution.

angular, ascending pallial sinus and the moderate convexity of its almost circular valves (Plate 35 Fig. 1). The valves are covered by a thin lustrous periostracum and are marked externally by a series of regular annuli, which increase in width toward the edge of the shell. The range of the species is given by DALL (1902) as extending along the coast line from Cape May, Virginia, to Vera Cruz, Mexico. At Beaufort

it lives in sandy flats about a foot below the surface, occurring practically up to low water mark. My specimens were obtained from sand thrown up from a depth of about 12 feet by a dredge engaged in clearing a harbor channel; apparently, therefore, the depth range of *Dosinia* is greater than OSBORN (1887) and ALLER (1912) have indicated. Living animals only were taken for measurement, since in these there was no shell erosion; no other selection was exercised. As shown in Fig. A, the length as an indication of size, ranged, from 1.5 to 7.5 centimeters, those shells being most abundant that were about 5 cm long. One hundred and eighty-five shells were measured.

1) This material was collected while I was in the temporary employ of the U. S. Bureau of Fisheries. I am indebted to the Bureau for the privileges of the Beaufort laboratory.

### Measurements.

Measurements were made indepently on the right and left valves as follows (the lettering refers to Figs. B and C):

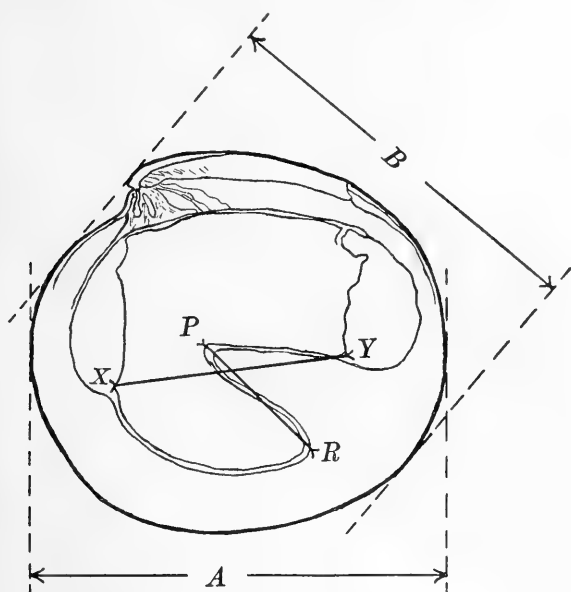


Fig. B.

Diagram of left valve in profile.

$C$  width.  $A$  length.  $B$  depth.  $PR$  pallial sinus depth.  
 $XY$  interadductor distance.



Fig. C.

Diagram showing measurements; interior view of right valve.

1. Length — the maximum antero-posterior dimension,  $A$ .
2. Depth —  $B$ .
3. Width — the maximum width,  $C$ .
4. Interadductor distance —  $XY$ .
5. Depth of the pallial sinus —  $PR$ .

Length, depth and width were determined by the direct application of wide-jawed sliding callipers; the internal measurements were taken with spring dividers, the distance being read on the scale of the same callipers. The callipers were provided with a vernier reading to 0.01 cm, and had been calibrated by comparison with a standard scale. It will be noticed that interadductor distance and pallial sinus depth were not measured along the curvature of the shell, but by the shortest distance between the indicated points. The outside



dimensions include a double thickness of the thin periostracum, which amounted to 0,01 cm.

For the right-hand valves the collected measurements are shown graphically in Fig. D. Length is plotted on the axis of abscissas and the other measurements on the axis of ordinates, the relative magnitude of the several dimensions being such as to permit the plotting of the curves without mutual interference. Many of the points do not show on the plot, as they frequently fall one upon another, some circlets therefore representing duplicates or even triplicates, etc. The figures for the left valves give identical results, and are therefore not reproduced.

### Discussion.

It is noticeable that the internal characters (interadductor distance and pallial sinus depth) are distinctly more variable than the depth and width of the valves, as expressed in terms of the valve length. The correlation between the measured characters is close. The smooth curves best satisfying these observations are straight lines. Taking the origin at (0,0) the relations of the other dimensions to the maximum length of the valve (L.) may be expressed by equations of the form

$$y = a x + b$$

where  $x = \text{length}$

$y = \text{depth, width, etc.}$

and  $a$  gives the rate of growth of the dimension concerned with respect to the growth of the valve length.

The values calculated for these curves are

Depth	$D = 0,912 L + 0,025$
Width	$w = 0,149 L + 0,070$
Interradductor distance	$I = 0,517 L + 0,14$
Pallial sinus depth	$P = 0,343 L + 0,26$

Now, the width of the right valve being found equal to that of the left, we may write

$$2 w = W = 0,30 L + 0,14$$

Inasmuch as the curves for Depth and Width pass fairly closely through origin, some of the above facts may be collected into one formula:

$$\frac{W + D}{L} = K, \text{ a constant,}$$

that is, the shell of *Dosinia* grows in such a manner that the sum of its width and depth divided by its length (as these dimensions have been defined above) is, approximately, a constant. Of course, this expression is only valid after the asymmetry of the valves (i. e., the forward pointing of the umbo) has been started, and would probably not be true for very young shells. The value of K determined from the curves varies from 1,24 to 1,28 in passing from  $L = 2$  to  $L = 7$ , because the curves do not pass exactly through the origin (Table I).

Table I.  
Values of K for increasing values of L.

L	K
2	1,28
3	1,26
4	1,25
5	1,24
6	1,24
7	1,27

The equations which PEARSON, PEARL, and HATAI have found most useful in the graduation of growth data (PEARL, 1909; HATAI, 1911, 1913) are logarithmic, and involve several constants. It is clear that they do not apply to the present case; the relative growth of the shell parts in *Dosinia* parallels rather than that of the body parts in the teleost, *Cynoscion regalis*, where the depth, width, head length, etc., are directly proportional to the total length of the animal.<sup>1)</sup>

Growth with respect to time has not been considered in the preceding discussion. According to a quite generally accepted idea — that the dark bands on molluscan shells represent periods of arrested growth, and that the more prominent ones are year bands (BELDING, 1911; ROSSBACH, 1912) — it should be possible to obtain some idea of the age of the shells. On attempting to do this, however, it was found that in *Dosinia* the dark rings are of very variable number, width and opacity, and that no correlation could be made out between shell size and band number. It is possible either that

1) CROZIER, W. J., and S. HECHT (1912), in: Bull. U. S. Bureau of Fisheries. (Not yet published.)

the shells do not all grow at the same rate, or that the dark bands do not represent winter periods, or both; ISELY's (1913) results on the growth of fresh-water mussels indicate that both possibilities are probably realized.

Some interesting shell abnormalities were found. Apparently, when a shell has been injured at the growing edge of the mantle, the continued deposition of new material follows any unevenness at the edge of the wound, so that shells resembling that shown in Plate 35 Fig. 2 are formed. Fig. 2 represents an extreme case among the specimens examined, but several other examples of the same

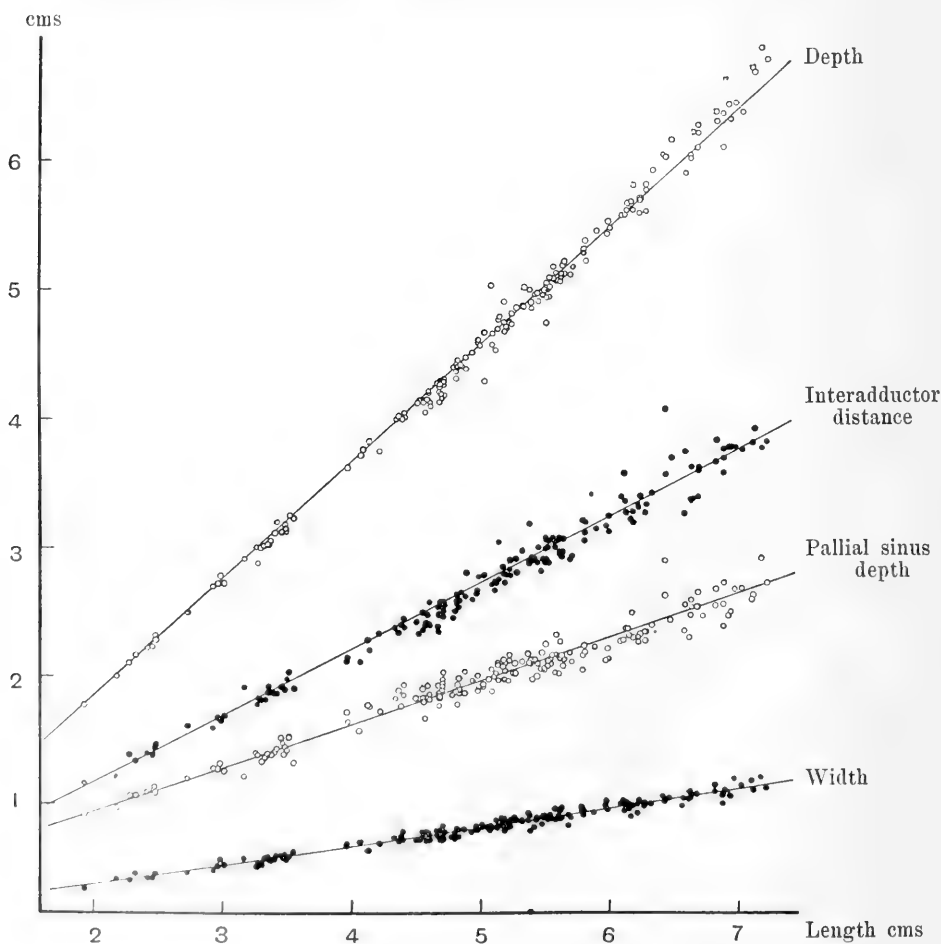


Fig. D. Graphic representation of results.

sort, though less marked, were noted. In every instance both valves were equally deformed.

### Summary.

The shell of *Dosinia discus* (REEVE) between the lengths of 1,5 and 7,5 cm grows in such a manner that the increase in its depth, width, interadductor distance and depth of pallial sinus are directly proportional to the increase in its maximum length. The sum of the width of the two valves, plus the depth, divided by the length of the shell, is approximately constant.

---

### Bibliography.

---

- ALLER, H. D., 1912, Notes on the distribution of the more common Bivalves of Beaufort, N. C., in: Journ. Elisha Mitchell sc. Soc., Vol. 28 (2), p. 76—87, Aug.
- BELDING, B. L., 1911, Report on the Scalop fishery of Massachusetts, in: Massachusetts State Comm. for Fish and Game, Boston, 180 pp., 118 figs.
- DALL, W. H., 1902, Synopsis of the family Veneridae and of the North American recent species, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 26, No. 1312, p. 335—412, tab. 12—16.
- HATAI, S., 1911, An interpretation of growth curves from a dynamical standpoint, in: Anat. Rec., Vol. 5, No. 8, p. 373—382, Aug.
- , 1913, On the weights of the abdominal and the thoracic viscera, the sex glands, ductless glands and the eyeballs of the albino Rat (*Mus norvegicus albinus*) according to body weight, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 15, No. 1, p. 87—119, July.
- ISELY, F. B., 1913, Experimental study of the growth and migration of fresh-water Mussels (Amer. Soc. Zool.), in: Science (N.S.), Vol. 37, No. 946, p. 263, Feb. 14.
- OSBORN, H. L., 1887, Notes on the fauna of Beaufort, North Carolina. (2) Notes on Mollusca observed at Beaufort, N. C., during summers of 1882 and 1884, in: Johns Hopkins Univ. Studies (Biol. Lab.), Vol. 4, No. 2, p. 64—81, Aug.
- PEARL, R., 1909, Some recent studies on growth (Review), in: Amer. Natural., Vol. 43, No. 509, p. 302—316, May.
- ROSSBACH, R., 1912, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von *Anodonta cellensis* SCHRÖT., in: Z. wiss. Zool., Vol. 103, p. 363—448, 64 Textfig., Dez.

### Explanation of Plate.

---

#### Plate 35.

- Fig. 1. Right-hand valve of *Dosinia discus*. Photograph. 1:1.  
 Fig. 2. Left-hand valve of an abnormal shell. Photograph. 1:1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Beiträge zur Histologie des Antipatharienkörpers.

Von

Privatdozenten Dr. **Ferdinand Pax**,  
Kustos des Kgl. Zoologischen Museums der Universität Breslau.

**Mit Tafel 36 und 1 Figur im Text.**

Die kleine, etwa 150 Arten umfassende Gruppe der Antipatharien hat zweifellos an Interesse gewonnen, seit die Untersuchungen VAN BENEDEN'S(1) und RUTLE'S(9) zur Feststellung verschiedener morphologischer Merkmale geführt haben, die die Antipatharien unter allen Korallen nur mit gewissen Entwicklungsstadien der Ceriantharien teilen. Diesen Befunden, die eine phylogenetische Verknüpfung einer bis dahin im System der Anthozoen isoliert stehenden Korallengruppe gestatten, wird mit Recht eine um so höhere Bedeutung beigemessen, je mehr in der Literatur gleichzeitig die Auffassung an Boden gewinnt, die in den Antipatharien besonders primitiv organisierte Korallen erblickt. Leider entbehren die Folgerungen der vergleichenden Morphologie noch vielfach einer gesicherten histologischen Grundlage. Der Hauptgrund für diese Ungleichmäßigkeit in der Erforschung des Antipatharienkörpers dürfte in der Schwierigkeit zu suchen sein, mit der die Beschaffung histologisch einwandfrei konservierten Materiales verbunden ist. Handelt es sich doch fast ausschließlich um Bewohner des tieferen Litorals und des Abyssals. Die Sammlung des Breslauer Zoologischen Museums enthält einige Antipatharien, deren Konservierungszustand allen Anforderungen genügt. Ich benutzte daher die Gelegenheit, um mir durch das

Studium dieses Materials über einige strittige Punkte im Bau des Antipatharienkörpers ein eigenes Urteil zu bilden. Da die Ergebnisse, zu denen ich gelangte, mir geeignet erscheinen, kleine Lücken unseres Wissens auszufüllen und bestehende Widersprüche der Auffassung zu beseitigen, halte ich es nicht für überflüssig, meine bescheidenen Resultate hier zu veröffentlichen. Außer einer geschlechtsreifen, dem Neapler Golfe entstammenden Kolonie von *Parantipathes larix* (Esp.) ROULE untersuchte ich je eine vorzüglich erhaltene Kolonie von *Cirrhipathes densiflora* SILBERF. und *Stichopathes japonica* SILBERF., die Herr Prof. DOFLEIN (Freiburg i. B.) in den japanischen Gewässern gesammelt hat.

Schon eine flüchtige Durchsicht der Literatur zeigt uns gewisse Inkongruenzen der Angaben über Bau und Verbreitung der Nesselzellen. So berichtet LACAZE-DUTHIERS (6), daß die Nematocysten der Antipatharien von eiförmiger Gestalt und sehr regelmäßig angeordnet seien, indem sie ihr dickes Ende immer der Außenfläche des Epithels zukehrten; im Ectoderm seien sie gruppenweise vereinigt. Auch macht er darauf aufmerksam, daß die Nesselkapseln der Mesenterialfilamente stets bedeutend größer seien als diejenigen der Körperepithelien. ROULE (9), der sich gleichfalls mit der Histologie der Antipatharien beschäftigt hat, schreibt dagegen: „Je ne suis point convaincu que les nombreuses cellules allongées, facilement colorables, de l'assise superficielle, soient vraiment des éléments à nématocystes.“ In der Tat wird man ROULE's Vermutung beipflichten, daß die fraglichen Zellen, die er von *Antipathes aenea* v. KOCH abbildet, drüsiger Natur seien. In neuester Zeit hat VAN PESCH (8) sehr sorgfältige Angaben über den anatomischen Bau der Gattung *Cirrhipathes* veröffentlicht und Nesselbatterien von gleicher Beschaffenheit, wie sie offenbar LACAZE-DUTHIERS vorgelegen haben, so einwandfrei beschrieben, daß jeder Zweifel an ihrer Existenz ausgeschlossen erscheint. Da von allen modernen Autoren nur VAN PESCH Nesselbatterien des Ectoderms beobachtet hat, war die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß diese Organe vielleicht auf die Familie der Stichopathiden beschränkt seien. Meine eigenen Untersuchungen haben darüber folgendes ergeben. Im Ectoderm der Körperwand und der Tentakel der drei untersuchten Antipatharien finden sich kleine knospenähnliche Hervorwölbungen, in denen die für das übrige Ectoderm charakteristischen Drüsenzellen fehlen, auch die Stützzellen stark zurücktreten. Die nähere Betrachtung zeigt, daß es sich um eine Anhäufung von Nesselzellen handelt,

deren Cniden den in außerordentlich zahlreichen Windungen aufgerollten Nessel-faden durchschimmern lassen (Taf. 36, Fig. 2). Die Nesselzellen sind sehr regelmäßig angeordnet; gewöhnlich liegen 6—9 in einer Reihe nebeneinander. Sehr häufig stehen aber nur die in der Mitte des Nesselorgans gelegenen Cniden einander parallel, während die Nesselkapseln der Randpartien nach außen divergieren. Subepithelial liegt eine Zone, in der eine starke Vermehrung und Anhäufung von Zellkernen stattgefunden hat; wir werden wohl kaum fehl gehen, wenn wir sie als Bildungsstätte der Nematocysten deuten. Jedem unbefangenen Beobachter, der diese Nematocysten unter schwacher Vergrößerung betrachtet, wird eine gewisse Ähnlichkeit mit den Nesselkapseln mancher Ceriantharien kaum entgehen. Sie beruht vor allem auf Übereinstimmungen in der Form: die Nematocysten der Antipatharien sind fast niemals ganz gerade, sondern mehr oder weniger stark gekrümmt. Die Länge der Nesselkapseln im Ectoderm der Körperwand von *Parantipathes larix* (Esp.) ROULE beträgt 17  $\mu$ , die Breite 2  $\mu$ . Ohne diese Befunde voreilig verallgemeinern zu wollen, glaube ich aus ihnen doch die Überzeugung herbeileiten zu können, daß Nesselbatterien von dem Typus, wie ihn uns VAN PESCH geschildert hat, unter den Antipatharien eine größere Verbreitung besitzen, als wir bisher annehmen konnten. Die Nesselpakete der Antipatharien erinnern in hohem Grade an die Nesselwarzen, die FOWLER (4) und ich (7) von der Steinkorallengattung *Flabellum* beschrieben haben. Sie sind aber zweifellos auch homolog den von HEICKE (5) als Sinnesknospen bezeichneten Bildungen von *Rhodaraca lagrenaei*, denen er die Funktion von Tastapparaten zuschreibt. HEICKE „entdeckte die interessante Tatsache, daß es sich bei diesen Gebilden um Anhäufungen von Sinneszellen handelte, indem er an verschiedenen Epithelzellen kleine, verhältnismäßig dicke Fortsätze wahrnehmen konnte, welche frei in das äußere Medium hineinragten; die letzteren waren schwer zu erkennen, weil das Licht nur wenig von ihnen gebrochen wurde, dann aber waren sie in den meisten Fällen gar nicht mehr erhalten, denn die ursprüngliche Konservierung des Materials war nicht für so feine histologische Untersuchungen bestimmt.“ Wer diese Worte HEICKE's liest, wird dem Verfasser den Vorwurf einer gewissen Unvorsichtigkeit in der Deutung seiner Befunde nicht ersparen können. Auf schlechten Präparaten habe ich nicht nur bei Steinkorallen, sondern auch bei Antipatharien wiederholt Bilder angetroffen, die mit HEICKE's Abbildung der vermeintlichen Sinnesorgane viele Züge gemeinsam



haben, und so die Überzeugung gewonnen, daß die Sinneszellen, die HEICKE gesehen haben will, degenerierte Nematocysten sind, während die stäbchenförmigen Fortsätze seiner Sinneszellen als explodierende Nesselzellen, möglicherweise aber auch als die Mündungen schief durchschnittener Drüsenzellen aufzufassen sind. Auf Grund meiner Beobachtungen an Antipatharien glaube ich daher nunmehr den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit für die Behauptung in Anspruch nehmen zu dürfen, der ich schon vor mehreren Jahren Ausdruck gab: die von HEICKE entdeckten Sinnesorgane an den Tentakeln gewisser Steinkorallen sind nichts anderes als Nesselbatterien, wie sie schon von anderen Hexacorallien beschrieben

worden sind. Außerhalb der Nesselpakete habe ich weder in den Tentakeln noch in der Körperwand der von mir untersuchten Antipatharien Nesselzellen beobachten können.

Ein zweiter Punkt, der mir der Aufklärung zu bedürfen scheint, betrifft die Struktur der Mesenterialfilamente (Fig. A). Bekanntlich werden bei den Antipatharien nur die freien Ränder der fertilen Septen von wohl entwickelten Mesenterialfilamenten eingefast; an den sterilen Septen sind die Filamente rudimentär. Wie schon die Angaben VAN PESCH'S (8) über die Gattung

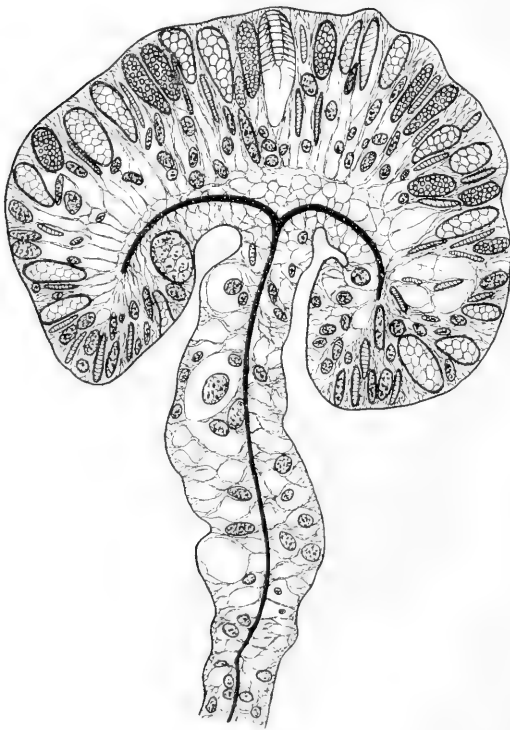


Fig. A.

Querschnitt durch ein Mesenterialfilament von  
*Parantipathes larix* (Esp.) ROULE.

*Cirrhipathes* vermuten lassen, ist die Form des mesogloalen Achsenstranges, der die Mesenterialfilamente durchzieht, großen Schwankungen unterworfen. Dagegen dürfen die geringe Dicke der Mesogloea, ihre

Gabelung in zwei seitliche Äste und das vollständige Fehlen zelliger Einschlüsse als konstante Merkmale gelten. Die Hauptmasse des Epithels besteht aus Deckzellen mit kegelförmig verbreitertem distalem Ende, zwischen die sich zahlreiche Drüsenzellen einschieben. Neben kleinen Drüsenzellen, deren körniger Inhalt sich bei Anwendung von Pikrinsäure dunkel gelb färbt, finden sich sehr große Schleimzellen, deren Färbbarkeit offenbar durch die Reife des Secrets bedingt ist. Gewöhnlich lassen die Schleimzellen in ihrem Innern ein loses, fädiges Maschenwerk erkennen, dessen Lücken von Schleim erfüllt sind. Da sich der Schleim nur äußerst schwer mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin färbt, erscheinen die Schleimzellen auch in gut tingierten Präparaten fast farblos. Das Maschenwerk des Innern, das auch deutlich an den in Fig. 2 abgebildeten Schleimzellen zu erkennen ist, dürfte wohl Quellungserscheinungen eines ursprünglich körnigen Secrets seine Entstehung verdanken. Die Nesselzellen sind in den Mesenterialfilamenten der Antipatharien durch zwei Typen vertreten: kleine dünnwandige von  $6\ \mu$  Länge und  $2\ \mu$  Breite und große dickwandige von  $26\ \mu$  Länge und  $7\ \mu$  Breite. Während die dünnwandigen Nesselzellen in großer Zahl vorhanden sind, scheinen die dickwandigen Nematocysten nur spärlich vertreten zu sein. Die Seitenteile des Septums, die das Mesenterialfilament begrenzen, sowie die Umgebung der Verzweigungsstelle des mesogloealen Achsenstranges bestehen aus vacuolärem Gewebe von deutlich blasigem Aussehen. Zooxanthellen habe ich im Bereiche der Mesenterialfilamente niemals beobachten können. Ein Vergleich mit den Filamenten der übrigen Hexacorallien zeigt uns in allen Ordnungen etwa den gleichen Grad histologischer Differenzierung; insbesondere finden sich in den Mesenterialfilamenten der Ceriantharien, deren Kenntnis wir den neuesten Untersuchungen CARLGREN's (3) verdanken, dieselben Gewebselemente wie bei den Antipatharien. Und doch bestehen auch wesentliche Unterschiede gegenüber den anderen Hexacorallien; so fehlt den Antipatharien die regionale Gliederung, die z. B. das Actinienfilament auszeichnet. Ferner habe ich an den von mir untersuchten Filamenten der Antipatharien keine Flimmerstreifen finden können. Wenn ich aus einem einzigen negativen Befunde auch nicht auf das vollständige Fehlen von Flimmerstreifen bei allen Antipatharien schließen möchte, so halte ich es doch für wahrscheinlich, daß bei den von mir untersuchten Arten die Flimmerstreifen entweder stark reduziert oder auf eine sehr kurze Strecke des Septums beschränkt sind.

Die ersten sicheren Nachrichten über die Muskulatur der Antipatharien verdanken wir BROOK (2), dessen Bearbeitung der Antipatharien der Challenger-Expedition eine freilich wenig gelungene Abbildung der Längsmuskulatur von *Antipathes dichotoma* PALL. enthält. Da seine Angaben über das Vorkommen einer ectodermalen Längsmuskulatur bei Antipatharien von VAN BENEDEN (1) bestätigt wurden, fanden sie bald in alle Lehrbücher der Zoologie Eingang. Um so größeres Erstaunen mußten daher die Ausführungen ROULE's (9) hervorrufen, der über die ectodermale Längsmuskulatur der Antipatharien schrieb: „J'ai tâché de trouver cette assise: je ne l'ai rencontrée, ni dans la colonne, ni dans le cône buccal, ni dans l'actinopharynx, ni dans les cloisons, ni dans les tentacules. Il m'a bien semblé voir parfois, au contact de la mésoglée, sur mes séries de coupes transversales, quelques apparences de ces 'points brillants', par lesquels se révèlent les sections transversales des fibres musculaires septales des Cérianthaires. Un examen plus approfondi de la région m'a toujours montré, en ce cas, que de telles figures appartenaient au réseau nerveux. Du reste, ces 'points' étaient trop rares, et trop épars, pour qu'on put les considérer comme formant une assise véritable. Il me paraît donc que les Antipathaires, du moins ceux des trois genres étudiés par moi (*Antipathes*, *Leiopathes*, *Stichopathes*) manquent de toute musculature. Ce défaut s'accorde avec l'absence d'une grande capacité de contraction. Les Antipathaires ont, dans leur colonne, une sorte de contractilité générale qui leur permet de s'affaisser quelque peu, mais non, toutes proportions gardées, de se retracter au point des autres Anthozoaires.“ Im Gegensatz dazu hat VAN PESCH (8) bei der Gattung *Cirrhipathes* nicht nur eine ectodermale Längsmuskulatur in Mauerblatt und Tentakeln, sondern vor allem eine, wenn auch sehr schwache, so doch deutlich entwickelte Muskulatur der Septen einwandfrei feststellen können. Auch die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen stimmen mit den Befunden ROULE's nicht überein. In allen Fällen war eine deutlich entwickelte, ectodermale Längsmuskelschicht vorhanden, die sich an niedrige und stets unverzweigte Fortsätze der Mesogloea anheftete (Taf. 36, Fig. 1), und zwar zeigte sie in den Tentakeln die kräftigste Entwicklung, in schwächerer Ausbildung trat sie in der Körperwand des Polypen entgegen, am schwächsten war sie im Schlundrohr entwickelt. Unter den drei von mir histologisch untersuchten Gattungen zeichnete sich zweifellos *Stichopathes* durch die kräftigste Längsmuskulatur aus. Da ROULE gerade für diese Gattung

das vollständige Fehlen einer Muskelschicht angibt, möchte ich annehmen, daß das Material, das ihm bei seinen Untersuchungen zu Gebote stand, infolge unzulänglicher Konservierung für das Studium histologischer Fragen nicht recht geeignet war. Eine entodermale Ringmuskelschicht der Körperwand habe ich ebenso wenig auffinden können wie Längsmuskeln der Septen. Wenn auch die Mesenterien von *Cirrhipathes densiflora* SILBERF. Faltungen der Mesogloea aufweisen, die zur Anheftung einer schwachen Längsmuskulatur geeignet scheinen, so habe ich doch von der Muskelschicht selbst nichts sehen können. Ich möchte daher vermuten, daß nicht alle Arten der Gattung *Cirrhipathes* eine so deutlich entwickelte Septenmuskulatur besitzen, wie sie VAN PESCH beschrieben hat. Vom Standpunkte der vergleichenden Myologie aus stellen die Antipatharien zweifellos die interessantesten Hexacorallien dar. Ihr Muskelsystem steht noch auf derselben niedrigen Entwicklungsstufe wie dasjenige der Ceriantharienlarven und ist unter den übrigen Hexacorallien nur der Muskulatur der Protantheen zu vergleichen, jenen primitiven Actiniarien, bei denen ebenfalls die ectodermalen Längsmuskeln der Körperwand den einzigen wirksamen Apparat zur Kontraktion des Tieres in der Längsrichtung bilden.

Die Gonaden der Antipatharien werden in reifem Zustande von einem feinen mesogloealen Maschenwerk umhüllt, doch ist die Annahme gerechtfertigt, daß auch sie, wie die Gonaden der übrigen Hexacorallien, dem Entoderm entstammen. Die Hodenfollikel von *Parantipathes laria* (ESP.) ROULE, die ich genauer untersucht habe, erinnern außerordentlich an die gleichen Organe der Actiniarien und Zoantharien. Auch hier sind die reifen Spermatozoen reihenförmig angeordnet und rufen durch ihre gleich gerichteten Schwänze ein faseriges Aussehen des Follikelinhalts hervor (Taf. 36, Fig. 3). Bekanntlich ist die Geschlechtsverteilung bei den Antipatharien streng diöcisch, so daß es nur männliche oder weibliche, nicht aber, wie bei den Zoantharien, gemischte Kolonien gibt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Fräulein DORA CHOTZEN und Herrn Privatdozenten Dr. PRAUSNITZ, deren Geschicklichkeit ich die photographischen Aufnahmen meiner Präparate verdanke, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Breslau, den 6. März 1914.

## Literaturverzeichnis.

---

1. VAN BENEDEN, EDOUARD, Les Anthozoaires de la Plankton-Expedition, in: Erg. Plankton-Exped., Vol. 2, K. e., 1897.
  2. BROOK, G., Report on the Antipatharia, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 32, 1889.
  3. CARLGREN, OSKAR, Ceriantharia, in: Danish Ingolf-Exped., Vol. 5, 1912.
  4. FOWLER, G. HERBERT, The anatomy of the Madreporaria, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 25 (1885), Vol. 27 (1887), Vol. 28 (1888).
  5. HEICKE, ALFRED, Ein Beitrag zur Kenntnis der Weichteile der Madreporaria, Inaug.-Diss., Bern 1904.
  6. LACAZE-DUTHIERS, H., Deuxième mémoire sur les Antipathaires (Antipathes vrais), in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 4, 1865.
  7. PAX, FERDINAND, Die Steinkorallen der Deutschen Südpolar-Expedition, in: Deutsch. Südpol.-Exped., Vol. 12, 1910.
  8. VAN PESCH, A. J., Bijdragen tot de Kennis van het genus Cirrhipathes, Proefschrift, Leiden 1910.
  9. ROULE, LOUIS, Description des Antipathaires et Cérianthaires recueillis par S. A. S. le prince de Monaco dans l'Atlantique nord (1886—1902), in: Rés. Camp. sc. Monaco, Vol. 30, 1905.
- 

## Erklärung der Abbildungen.

---

### Tafel 36.

Fig. 1. Teil eines Querschnitts durch einen Tentakel von *Stichopathes densiflora* SILBERF.; LUMIÈRE-Autochrom-Aufnahme eines mit Hämalun und Eosin gefärbten Präparats.

Fig. 2. Querschnitt durch die Körperwand von *Parantipathes larix* (ESP.) ROULE, auf dem ein aus dünnwandigen Nesselkapseln bestehendes Nesselpaket getroffen worden ist, bei etwa 800facher Vergrößerung; BIONDI'sche Färbung.

Fig. 3. Querschnitt durch die Körperwand und den Hoden von *Parantipathes larix* (ESP.) ROULE. In dem von einer bindegewebigen Hülle umgebenen Hoden stellen die großen schwarzen Körner die Köpfe, die feinen, nur schwach sichtbaren Fasern die Schwänze der Spermatozoen dar; im Ectoderm der Körperwand liegt eine Nesselbatterie. VAN GIESON'sche Färbung.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Flughaut von *Draco volans*, ihr Bau, ihre  
Entwicklung und Funktion,  
nebst Bemerkungen über die Bedeutung der Kehlsäcke.

Von

**Karl Lafrentz.**

(Aus dem Zoologischen und Vergl.-anatomischen Institut der  
Universität Bonn.)

Mit Tafel 37–38 und 4 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung: Die Theorien des Drachenfluges, kurze Literaturbesprechung . . . . .	594
II. Material . . . . .	597
III. Morphologischer Teil . . . . .	597
1. Äußerer Habitus der Flughaut . . . . .	597
2. Skelet . . . . .	598
3. Muskulatur . . . . .	602
4. Innervation . . . . .	615
IV. Entwicklungsgeschichtlicher Teil . . . . .	616
1. Entwicklung der äußeren Körperform . . . . .	616
2. Entwicklung der inneren morphologischen Verhältnisse der Flughaut . . . . .	621
V. Physiologischer Teil . . . . .	624
1. Kritik der Theorien über den Drachenflug . . . . .	624
2. Flugmechanisches . . . . .	628

	Seite
VI. Bedeutung und Wirkungsweise der Kehlsäcke . . . . .	629
VII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse . . . . .	635
VIII. Nachtrag: Neuere biologische Beobachtungen . . . . .	637

## I. Einleitung.

Als die einzigen unter den rezenten Reptilien, welche fliegen, haben die Flugdrachen von jeher allgemeineres Interesse erweckt. Wir finden daher auch in der biologischen Literatur eine große Anzahl von Darstellungen dieser zierlichen Eidechsen mit den absonderlichen Flugorganen. Es sind bisher nicht weniger als ungefähr 35 Arten der Gattung *Draco* bekannt geworden, meist von den Sunda-Inseln, und es muß auffallend erscheinen, daß sich gerade in der Heimat der Drachen auch die meisten fliegenden oder luftspringenden Säugetiere sowie fliegende Frösche finden.

WALLACE (28) ist der Erste, der genauere Angaben über den Flug der Drachen gemacht hat. Er berichtet, daß sie bis zu 30 Fuß von einem Baum zum anderen zu springen vermögen, wobei sie anfangs in schräger Richtung fallen, dann aber, dem Ziele nahe, ein wenig aufsteigen und mit dem Kopfe nach oben an ihrem Ziel anlangen.

WERNER sagt in der neusten Auflage von „BREHM's Tierleben“ (4), ohne Angabe des Autors dieser Beobachtungen, folgendes über die Lebensweise der Flugdrachen: „Gewöhnlich sitzen sie sich sonnend ruhig oben in der Krone der Bäume. Naht sich ihnen ein Insekt, so breiten sie plötzlich ihre Flughaut aus, springen mit ihrer Hülfe weit in die Luft hinaus, ergreifen mit fast unfehlbarer Sicherheit ihre Beute und landen wieder sanft auf allen vieren auf einem anderen Zweige oder auf dem Erdboden, wobei sie ihren Fallschirm zusammenlegen. Ihre Bewegung unterscheidet sich von der anderer Baumeidechsen wesentlich dadurch, daß sie nicht ein fortgesetztes Rennen, sondern eine Reihe von mehr oder weniger weiten Sprüngen ist.“

Nach Angabe älterer Beobachter können sich die Drachen mit Hilfe ihres Fallschirms über Entfernungen von 6—10 m schwingen, aber nur in schiefer Richtung von oben nach unten, wie alle ähnlich ausgestatteten Tiere. Nach RIDLEY vermögen sie sogar 25 Yards (etwa 23 m) weit zu fliegen und im Fluge Hindernissen auszuweichen (WERNER). Daß sie, wie LACÉPÈDE angibt, auch schwimmen, wobei ihnen die Flügel als Flossen und die aufgeblasenen Kehlsäcke zur Erhöhung des Auftriebs dienen sollen, ist eine unbegründete Be-

hauptung, die schon TIEDEMANN (25) mit Hinweis auf den anatomischen Bau der Tiere energisch zurückweist. Sie sind eben Baumeidechsen, die ungewungen niemals auf den Boden herabkommen.

Während bisher, auf die genannten Beobachtungen gestützt, die Ansicht herrschte, daß der Flug der Draconiden ein reiner Gleitflug sei, publizierte R. DENINGER (5) kürzlich eine neue, auf persönlichen Erlebnissen basierende Auffassung, die ich, weil ich noch wiederholt darauf zurückkommen muß, mit seinen eigenen Worten wiedergebe: „Um sich davon zu überzeugen, daß das Schweben nicht durch ein schirmartiges Ausspannen der Rippen zustande kommen kann, braucht man sich nur den Körper eines Drachen genauer anzusehen, um sofort zu erkennen, daß es ihm unmöglich ist, durch irgend eine Vorrichtung seine schlaffe Bauchhaut flach auszuspannen. Außerdem würde die von der Kehle herabfallende Hautfalte für ein solches Fliegen ein weiteres Hindernis darstellen. Man beachte ferner, wie sich auf einer Abbildung, wie z. B. in BREHM's Tierleben, der Eingeweide teil des Körpers abhebt. Da er ja nicht von Rippen umschlossen ist, müßte wenigstens eine sehr eigentümlich ausgebildete Muskulatur vorhanden sein, die hier die Bauchhaut straff gegen die Eingeweide spannt.“

„Zufällig hatte ich Gelegenheit, zweimal Drachen aus dem Fluge zu fangen und diese boten nun ein ganz anderes Bild, wie es die bekannten Abbildungen mit den fallschirmartig ausgebreiteten Rippen darstellen. Die Bauch- und Kehlhaut war nämlich straff gespannt und zwar derart, daß das zierliche Tierchen durch Aufnahme einer beträchtlichen Luftmenge zu einem länglichen, flachen Ballon aufgetrieben war. Die Rippen hatten dabei ausschließlich die Funktion, dem Luftball eine breite Stütze zu bieten. Wir würden also das schwebende Tierchen mit einem Luftschiff halbstarren Systems vergleichen können. Nachdem ich das Tier gefangen hatte, begann es in meiner Hand die Luft, welche die Haut aufblähte, auszustoßen und bald war die Haut schlaff zusammengesunken und der Körper mit den noch immer breit abstehenden Rippen ganz flach geworden. Die Tierchen sind ja ganz außerordentlich leicht gebaut. Dadurch daß sie noch eine beträchtliche Menge von Luft aufnehmen, wird ihr spezifisches Gewicht noch mehr vermindert. Da nun der kleine Ballon außerdem noch eine verhältnismäßig breite Fläche bietet, wird den Tieren ein Gleitflug auf verhältnismäßig große Entfernung ermöglicht. Das Schweben beruht also bei ihnen auf einem wesentlich anderen Prinzip als wir es sonst im Tierreich antreffen.“



ABEL (1) hat diese Beobachtungen in seine „Palaeobiologie“ aufgenommen und darauf die Theorie eines „Fallballonfluges“ von *Draco* aufgebaut. Doch ich will mir ein näheres Eingehen auf diese Ansichten für ein späteres Kapitel aufsparen.

Es sei schließlich noch der Vollständigkeit halber TIEDEMANN'S (25) Beschreibung des Fluges von *Draco* hinzugefügt: „Die Drachen flogen, indem sie mit einem merklichen Geräusch die Flügel schwingen. Ihr Flug ist nicht sehr geschwind und gleicht einem Flattern, auch können sie nur kurze Strecken von 20—30 Schritten fliegen, von einem Baum zum andern. Beim Flug sollen sie den Kehlsack mit Luft anfüllen.“

Durch Beobachtung des Tieres im Leben zu einem Resultat in diesen widersprechenden Anschauungen zu kommen, war leider unmöglich, da die Tierchen wegen ihrer außerordentlichen Empfindlichkeit gegen Temperaturunterschiede eine Gefangenschaft in Europa nicht aushalten. Selbst die reichhaltige Sammlung des neuen Berliner Aquariums besitzt kein Exemplar. Es blieb also nur die Möglichkeit, aus den Befunden der Anatomie und Entwicklungsgeschichte eine Klarstellung des Problems des Flugmechanismus bei *Draco volans* zu versuchen. Da die Ausbildung der für die Lebensweise des Tieres so bedeutungsvollen Flugorgane eine einschneidende Umgestaltung des ganzen Organismus, besonders an Skelet und Muskulatur, hervorruft, nimmt es Wunder, mit wie kurzen Worten in den Arbeiten über Myologie und Osteologie der Reptilien die Verhältnisse bei *Draco* — soweit sie überhaupt berührt sind — abgetan worden sind.

Was den Knochenbau angeht, so ist SIEBENROCK (24) der erste, der in seinem „Skelett der Agamiden“ genauere Angaben über *Draco* macht; die Arbeiten der früheren Autoren enthalten alle mehr oder weniger falsche Beobachtungen. Der Muskulatur ist überhaupt nur in ganz kurzen Worten Erwähnung getan. Selbst TIEDEMANN (25) widmet ihr in seiner eingehenden „Anatomie des Drachens“ lediglich ein paar kurze Sätze. SCHNEIDER und MECKEL verweisen nur kurz auf das rätselhafte Verhalten des *M. obliquus*. Als Grundlage für meine Untersuchungen über die Muskulatur dienten mir in erster Linie die Arbeiten von MAURER (12) „Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien“ und das Kapitel über die Muskulatur der Eidechsen in „BRONN'S Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs“ (11). Einige andere weniger benutzte Arbeiten sind im Literaturverzeichnis angegeben. Soweit es nicht besonders vermerkt ist, wurde die Nomenklatur dem zuletzt genannten Werke entnommen.

## II. Material.

Die Anregung und das Material zu meinen Untersuchungen über den Bau der Flughaut verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. STRUBELL in Bonn, der es in früheren Jahren während eines Aufenthalts in Buitenzorg auf Java gesammelt hat und mir bereitwilligst zur Bearbeitung überließ. Die für die entwicklungsgeschichtlichen Studien benutzten Embryonen sind eine Ausbeute derselben Reise und standen mir in einer Anzahl von ungefähr 40 Exemplaren zur Verfügung. Herr Prof. STRUBELL hat die kostbaren Objekte in Baumlöchern und -ritzen gesammelt, wo die Weibchen ihre zentimeterlangen, weichschaligen und gelblich-weißen Eier abzulegen pflegen. Nach BREHM enthält jedes Gelege 3—4 von den walzigen an beiden Enden abgerundeten Eiern. Ich fand im Uterus zweimal 5 Stück, die kurz vor der Ablage zu stehen schienen.

Die ausgewachsenen Tiere waren in starkem, oft erneuertem Alkohol konserviert und in sehr schönem Erhaltungszustande. Das gleiche gilt von den Embryonen, die trotz langer Aufbewahrungszeit noch recht gute histologische Details aufwiesen.

Eine weitere Unterstützung mit Material wurde mir durch Herrn Prof. Dr. KÜKENTHAL zuteil, der mir auf meine Bitte bereitwilligst eine Anzahl erwachsener Tiere aus den Sammlungen des Breslauer Zoologischen Instituts zuschickte, wofür ich zu großem Dank verpflichtet bin. Voruntersuchungen über den Bau der Muskulatur wurden an Reptilien der verschiedensten Gattungen angestellt, die mir Herr Geheimrat LUDWIG aus den Vorräten des hiesigen Instituts übergab, so an *Calotes jubatus*, *C. cristatellus*, *Gecko verticillatus*, *Tejus monitor*, *Gongylus ocellatus*, *Lacerta agilis*, *Sceloporus torquatus*.

## III. Morphologischer Teil.

### 1. Äußerer Habitus der Flughaut.

*Draco volans*, eine zu den Agamiden gehörige, zierliche Eidechse von 8 + 12 cm Gesamtlänge, hat seinen Namen von zwei halbkreisförmigen Hautfalten an den Flanken, die, kurz hinter den Achselhöhlen beginnend, sich bis zur Basis der hinteren Extremitäten hinziehen und durch Unterstützung einiger Rippen zu zusammenlegbaren Fallschirmen umgestaltet sind. Sie ähneln denen der fliegenden Beuteltiere und Eichhörnchen, bei welchen aber die ihren normalen

Bau beibehaltenden Extremitäten als Träger der im übrigen rein häutigen Fallschirme dienen. Bei meinen konservierten Drachen sind die Farben der Haut durch den Alkohol völlig ausgezogen, so daß nur noch dunkle Pigmente hervortreten. Über diesen Punkt lasse ich daher wieder WERNER (4) das Wort: „Die Schönheit der Färbung spottet jeder Beschreibung. Den Rücken und die innere Hälfte des Fallschirms ziert ein Gemisch aus metallisch schillerndem Dunkelbraun und Rosenfarben, bei einzelnen Stücken in abwechselnden Querbändern, welche zahlreiche schwarze Flecke und kurze, unregelmäßig gewobene Linien zeigen. Die Färbung der äußeren Hälfte des Fallschirms schwankt zwischen Orangegelb und Rosenrot und zeigt unregelmäßige schwarze Querflecke. Der Rand ist silbern gesäumt. Größere schwarze Flecke, die zuweilen ins Bräunliche übergehen, finden sich auch auf der Unterseite der Spannhaut des Fallschirms.“

Die Flughaut wird in der Ruhelage fest an den Körper angezogen getragen. Damit hängt es wohl zusammen, daß die sonst auf dem ganzen Körper vorhandene dichte Beschuppung auf dem Patagium fast ganz unterdrückt ist, sie erhält sich auf der Oberseite nur in Form von einigen dünnen Längslinien, die nach Art der Aderung eines Insectenflügels angeordnet sind. Die Schuppen bestehen hier zumeist aus ganz schmalen Hornbälkchen, deren größte Ausdehnung in der Verlaufsrichtung der Flugrippen liegt. Diese Schuppenlinien sind so angeordnet, daß sie am zusammengefalteten Flügel allein sichtbar sind, während die rein häutigen Stellen verborgen bleiben, wodurch einerseits Schutz gegen Verletzungen gewährleistet, andererseits ein auffallender Kontrast im Aussehen von Rücken- und Flughaut vermieden wird. Auf dem Vorder- und Seitenrand ist die Beschuppung aus rein mechanischen Gründen am stärksten ausgebildet. Im übrigen ist die Flughaut so dünn, daß man im durchfallenden Lichte deutlich den Verlauf der Rippen beobachten kann.

## 2. Skelet.

Bei TIEDEMANN (25), OWEN (17) und BRANCA (2) finden sich Abbildungen des Drachenskelets, aber nur die des letzteren Autors bietet eine einigermaßen richtige Wiedergabe der natürlichen Verhältnisse. Ich benutzte außer einem Totalpräparat aus dem Besitz des hiesigen Instituts 3 von mir selbst durch Maceration in Wasser hergestellte und zerlegte Skelete. Einen ganz guten Einblick in

den Knochenbau gewährt auch eine Methode, die ich den Anweisungen des Herrn Dr. W. J. SCHMIDT, hier, verdanke: man färbt, nachdem das Tier enthäutet und die Muskulatur größtenteils weggeschnitten ist, etwa 1—2 Tage in verdünntem DELAFIELD'schen Hämatoxylin, differenziert in salzsaurem Alkohol und hellt in Cedernöl auf. Dann heben sich die tiefblau gefärbten Knochen sehr schön aus den farblosen anderen Geweben hervor.

Merkwürdigerweise ist das wichtigste Unterscheidungsmerkmal in dem Skelet der Gattung *Draco*, die verlängerten Rippen, von fast allen Beobachtern der Zahl nach falsch angegeben worden. Es sind deren bei *Dr. volans* stets 6 vorhanden, und wenn auch die letzte manchmal etwas kürzer ist als die ersten 5, so ist der Längenunterschied den Dorsolumbalrippen gegenüber doch so beträchtlich, daß über ihre Zugehörigkeit kein Zweifel sein kann. Der Bau der Wirbel müßte diesen völlig beheben.

Die Wirbelsäule besteht ohne den Schwanz aus 26 Wirbeln, die sich folgendermaßen verteilen (ich stelle dabei meine Befunde, die mit den SIEBENROCK'schen übereinstimmen, den Angaben TIEDEMANN's gegenüber):

Vertebrae cervicales	8	(5)
dorsales	9	} (14)
dorsolumbales	6	
lumbales	1	(4)
sacrales	2	(3)

Die ersten 3 Dorsalwirbel unterscheiden sich nur wenig von den ihnen benachbarten Halswirbeln. Sie sind kurz und dick wie diese, fast quadratisch in der Aufsicht, besitzen aber kürzere Proc. spinales und längere Proc. transversi. Diese Unterschiede treten viel deutlicher hervor bei den folgenden 6 Dorsalwirbeln, den Trägern der langen Costae dorsales spuriae. Die Wirbel selber sind kräftiger gebaut, die Dornfortsätze erheben sich nur als schwache Leisten mit stumpfer Spitze auf der ganzen Länge der Wirbelbögen, dafür erreichen die Querfortsätze plötzlich eine ganz beträchtliche Länge, die zwar caudalwärts etwas abnimmt, aber immer eine deutliche Trennung der Rückenwirbel von der folgenden Gruppe ermöglicht. Nach hinten zu wird die Gestalt der Wirbel länger und schlanker. Die Fig. 1 auf Taf. 1, die die 6 Dorsalwirbel mit den 2 folgenden Dorsolumbalwirbeln darstellt, veranschaulicht diesen Bau; der daneben im Profil gezeichnete Wirbel zeigt die sehr geringe Erhebung des Dornfortsatzes, die noch be-

sonders auffallend ist im Vergleich mit anderen Baumagamen. Ein Skelet von *Calotes jubatus*, das ich vor mir habe, weist ganz außerordentlich kräftige derartige Fortsätze auf. Bezüglich des Baues der übrigen Skeletteile verweise ich auf die eingehende Arbeit von SIEBENROCK (24).

Kurze Rippen finden sich schon an den Halswirbeln. Es folgen an Brustrippen 3 Paar wahre und 6 Paar falsche und schließlich ebenfalls 6 Paar sehr kurze Dorsolumbalrippen, von denen namentlich die letzten wegen ihrer Kleinheit schwer von den Querfortsätzen der Wirbel zu unterscheiden sind. TIEDEMANN und OWEN geben 5 als Zahl der falschen Brustrippen an, ich habe, wie schon erwähnt, bei der großen Anzahl der untersuchten Tiere stets deren 6 gefunden. Ich füge auch hier eine Gegenüberstellung meiner Befunde mit denen OWEN's an:

Costae cervicales	3 (3)
dorsales verae	3 (3)
dorsales spuriae	6 (5)
dorsolumbales	6 (9)

Die wahren Rippen sind winklig geknickt und je durch ein Knorpelstück, die Sternocostalleiste, mit dem Sternum verbunden. Die 6 Paar falsche Rippen sind stark verlängert und zu Trägern der Flughaut umgestaltet, sie weisen ganz besondere Anpassungen an die neue Funktion auf. Was zunächst ihre Einlenkung am Wirbel angeht, so besitzt ihr knopfförmig verdicktes Ende eine tiefe pfannenartige Aushöhlung, in die das abgerundete Ende des entsprechenden Querfortsatzes derart hineingepaßt ist, daß ein sehr bewegliches Kugelgelenk entsteht, dessen Brauchbarkeit sich noch dadurch erhöht, daß es durch die langen Fortsätze weit ab vom Wirbel gerückt ist. Bei den verwandten Gattungen stehen die Rippen durch ihre Befestigung in innigem Konnex mit dem Wirbel und besitzen demgemäß nur geringe Exkursionsweite. Es gibt allerdings auch unter ihnen baumbewohnende Formen mit sehr beweglichen Rippen, HILZHEIMER (10) nennt die Geckos und Chamäleons. Darauf beruht bei den letzteren wohl ihre kolossale Abplattungsfähigkeit in seitlicher Richtung.

Die langen Rippen sind bei *Draco* gebogen, in ausgespanntem Zustande von vorn nach hinten plattgedrückt und mit scharfen Kanten versehen; nach dem distalen Ende zu werden sie rundlicher im Querschnitt. Entfernt man die gesamte Muskulatur von den

Knochen, so werden die Rippen auch dann noch mechanisch an den Körper angezogen, in der Weise, wie das lebende Tier sie in Ruhestellung hält. Die Ursache dieser Erscheinung ist ein elastisches Bändchen, das auf der Ventralseite vom Wirbel zur Rippe läuft. Das eine Ende des Bändchens ist vorn ungefähr in der Mitte des Querfortsatzes befestigt, das andere Ende sitzt an der — im ausgespannten Zustande — hinteren Rippenfläche in einiger Entfernung vom Gelenk an. Wenn der Zug der Muskeln nachläßt, kontrahiert sich das überspannt gewesene Bändchen, und die Rippen werden angezogen, wobei sie zugleich eine Drehung erleiden, derart daß in der Ruhe die Flachseite nach unten gekehrt ist. Werden dagegen die Zwischenrippenmuskeln, die an den breiten Seiten ansetzen, kontrahiert, so werden die Rippen wieder auf ihre hohe Kante gestellt und zugleich das Bändchen gespannt. Durch diese Anordnung wird die Druckfestigkeit der Rippen senkrecht zur Flügelfläche erhöht und ein Durchbiegen der sehr dünnen Knochen beim Fluge verhindert. Eine weitere mechanische Stütze ist durch den inneren Bau der Rippen gegeben. Sie sind fast ihrer ganzen Länge nach hohl und mit markartigem Gewebe erfüllt, so daß ihre Wirksamkeit in gewissem Sinne mit dem Schwungfederschafter eines Vogelflügels, dessen ganzer Bau in ähnlicher Weise auf Erlangung größtmöglicher Biegefestigkeit abzielt, zu vergleichen ist. Die Textfig. A, die den 15. Dorsalwirbel von der Ventralseite darstellt, möge die Befestigungs- und Wirkungsweise des Bändchens veranschaulichen. Links ist die Rippe in Ruhe-, rechts in Flugstellung wiedergegeben, so daß die durch das Spreizen veränderte Lage und Spannung des — schraffiert gezeichneten — Bändchens deutlich wird.



Fig. A.

Die knöchernen Rippen laufen durch eine Zone verkalkten Knorpels in eine Knorpelspitze aus, die der Sternocostalleise der *Costae dors. verae* entspricht. Stets konnte ich eine Verwachsung dieser Knorpelleisten feststellen, in einem — dem in Fig. 2, Taf. 37 wiedergegebenen — Falle der ersten 5, meistens jedoch nur der ersten und der letzten 3 untereinander. Es ist indessen anzunehmen, daß im Naturzustande alle 6 Enden miteinander in Verbindung stehen und die Trennung erst bei der Präparation erfolgt ist. Die Rippenenden liegen so fest im umgebenden Binde- und Muskel-

gewebe, daß eine Isolierung fast stets mit einer Zerreißung verbunden ist. Durch die beschriebene Art der Vereinigung wird ein vorzüglicher Schutz der Flughaut gegen die Wirkung scherender Kräfte hergestellt, denen solche zarten Organe ohne Randschutz — man denke z. B. an die zersplissenen Blätter der Banane — ausgesetzt sind. Auf die weitere Bedeutung dieser Randverdickung komme ich in einem späteren Kapitel über die Mechanik des Fluges zu sprechen.

Das Brustbein von *Draco* ist ein längliches, ungefähr rautenförmiges Skeletstück aus verkalktem Knorpel, das nach vorn in eine stumpfe Spitze und ein pfeilartiges Episternum ausläuft, nach hinten sich in zwei knorpelige Fortsätze verlängert. Dieses Xiphisternum ist sehr lang, länger als das eigentliche Sternum, die Hörner laufen erst eine Strecke parallel, um dann kurz nach außen umzubiegen. Die wahren Rippen stehen nur mit dem Brustbeinkörper in Verbindung, während das Xiphisternum, an das sich bei *Calotes* noch ein 4. Rippenpaar ansetzt, frei bleibt.

### 3. Muskulatur.

Bevor ich zur Darstellung meiner Befunde schreite, seien kurz die wenigen Angaben früherer Autoren, die sich auf die Muskulatur von *Draco* beziehen, wiederholt. TIEDEMANN (25) sagt, daß starke, dreieckige Muskeln — er meint die *Mm. retrahentes costarum* — seitwärts von den Körpern der Wirbel entspringen und sich an dem unteren Rand des Anfangsstückes der falschen Rippen inserieren. Diese Muskeln sollen die Rippen mit der Flughaut abwärts und etwas vorwärts bewegen. Andere breite Muskeln, welche an der oberen Fläche von den Wirbeln entspringen und sich an die Rippen ansetzen, sollen beim Fluge die Rippen mitsamt der Flughaut heben. Diese Bemerkung kann sich nur auf die *Mm. ileocostales*, die aber als Rippenheber ganz bedeutungslos sind, beziehen. Dann werden noch dünne, den Zwischenrippenmuskeln analoge Muskeln erwähnt, die die „Flügel an den Körper anzulegen und zusammenzuhalten scheinen“.

In diesem letzten Punkt hat TIEDEMANN besser beobachtet als MECKEL (14). Nach ihm sind die Zwischenrippenmuskeln bei *Draco* nur zwischen den vorderen, nicht verlängerten Rippen stark. Zwischen den hinteren, langen sind sie mit dem äußeren Bauche des gemeinschaftlichen Rückgratstreckers — des *Sacrolumbalis* — eins, „indem sich hier nur eine die Rippen von oben bedeckende Schicht

findet, die ungefähr dem ersten Achtel ihrer Länge entspricht. So sind sie fast ihrer ganzen Länge nach nur durch Haut und Zellgewebe verbunden, indem in der distalen Partie jede Spur von Muskel fehlt“. Nur an dem ersten der verlängerten Rippenpaare findet MECKEL einen ansehnlichen, länglichen, ziemlich dicken Muskel, der von dem vorderen starken Zwischenrippenmuskel abgehend, sich an der ganzen inneren Rippenhälfte ansetzt und dadurch zugleich die übrigen Rippen mitsamt der Flughaut kräftig nach vorn zieht. Dies ist auch der einzige Muskel, den OWEN (17) an den Fallschirmrippen beobachtet hat. Wie TIEDEMANN so erwähnt auch MECKEL die *Mm. retrahentes costarum* als starke, innere, von den Wirbelkörpern zu den vor ihnen liegenden Rippen aufsteigende Muskeln, die die Rippen nach hinten ziehen. Merkwürdigerweise analogisiert er diese Muskeln, die auch bei *Gecko* vorkommen und *Crocodylus* fehlen sollen, mit dem Zwerchfell, obwohl er kurz vorher in seiner Myologie einen ganz anderen vom Schambein kommenden und sich über dem Bauchfell ausbreitenden Muskel, der bei *Gecko* schwach vorhanden, bei *Crocodylus* sehr gut entwickelt sein soll, mit dem Diaphragma identifiziert hat. Zweifellos liegt hier eine falsche Beobachtung und Verwechslung vor, denn die *Retrahentes costarum*, die nach MAURER (13) auch bei *Crocodylus* sich finden, sind stets vom Peritoneum bedeckt. Beim letzteren Tier entspringen sie aber nicht von den Wirbeln, sondern gehen von Rippe zu Rippe, weshalb MAURER sie als *Mm. intercostales interni dorsales longi* benennt.

Einige weitere Bemerkungen über die Muskulatur von *Draco* macht SCHNEIDER (23). Er weist darauf hin, daß im Gegensatz zu allen übrigen Sauriern, bei denen die *Mm. serrati* im Bereiche der Brustrippen als einzelne Bündel von Rippe zu Rippe gehen und nur an den Lendenrippen als *Obliquus internus* eine zusammenhängende Schicht zwischen Rippen und *Rectus* bilden, die *Serrati* bei *Draco* überall zwischen Rippen und Bauch einen nicht unterbrochenen Verlauf haben. SCHNEIDER ist der einzige, dem das Fehlen des *M. obliquus externus* auffällt, und er bemerkt sehr richtig, daß diese Ausnahmestellung von *Draco* nur eine scheinbare sein könne. Es ist ihm indessen nicht gelungen, das Vorhandensein dieses Muskels festzustellen.

Bei der gewöhnlichen Art der Präparation vom Rücken ist das auch niemals zu erreichen. Das Integument läßt sich überall leicht von der darunterliegenden Muskulatur, mit der es an Rücken und Bauch nur durch wenig lockeres Bindegewebe verbunden ist, ab-



heben. Am Nacken und in der Region der Halssäcke ist die Entfernung der Haut schwieriger, weil hier einige Muskeln teilweise an der Haut inserieren, gelingt indessen bei einiger Sorgfalt ganz gut. Nur bei der Flughaut stößt die Präparation auf Schwierigkeiten, weil hier Haut und Muskeln durch größere Mengen von Bindegewebe so fest miteinander in Verbindung stehen, daß eine Ablösung regelmäßig zur Zerreißung der zarten Muskeln und Nerven führt. Man muß hier einen anderen Weg einschlagen, um zum Ziele zu gelangen.

Das Bild, das sich nach Entfernung der Haut bietet, gibt die Fig. 3, Taf. 37 wieder. Die Dorsalseite der Wirbelsäule mit den Muskelansätzen ist von einer kräftigen, dunkelpigmentierten Fascie bedeckt, der Fascia dorsolumbalis, die sich so weit seitlich erstreckt, daß der breite, aber nicht sehr dicke *M. ileo-costalis* in seinem oberen Teil nicht zu sehen ist. Die vordere Partie der Rumpfmuskulatur bietet nichts Besonderes bei *Draco* gegenüber anderen Sauriern. Man muß den sehr ansehnlichen *M. lasissimus dorsi* und den *M. cucullaris* entfernen, um den *Ileo-costalis* in seiner ganzen Ausdehnung übersehen zu können, wie das in Fig. 4, Taf. 37 geschehen ist. Auffallend ist die Breite dieses Muskels, der sich in der Region der ersten verlängerten Rippenpaare bis über die Hälfte der Körperflanke erstreckt, weiter caudalwärts etwas schmaler wird. Seine Fasern ziehen sich von Rippe zu Rippe mit anfangs horizontalem, später etwas mehr von vorn unten nach oben hinten gerichteten Verlauf, stets den ganzen Intercostrraum ausfüllend. In der Halsregion ist vom *Ileo-costalis* eine besondere Partie mit genau horizontaler Faserrichtung, die in Fig. 4, Taf. 37 mit \* bezeichnet ist, abgespalten. Sie hat ihren Ursprung an den Querfortsätzen der 4. und den kurzen Rippen der 3. hintersten Halswirbel und inseriert dem Rückgrat parallel verlaufend an dem Vertebralteil der 8. u. 9. Rippe sowie dem davor gelegenen Teil der Rückenfascie. Welche Beweggründe die Abspaltung dieser Portion hat, ist nicht zu ersehen. Sie ist aber wohl bedingt durch die ausgiebige Bewegung der Rippen; bei anderen Sauriern ist nichts Derartiges beschrieben.

Der *M. ileo-costalis* ist in 10 Myomeren deutlich. Vor dem ersten verlängerten Rippenpaare verschmelzen seine Fasern mehr oder weniger mit dem *M. intercostalis externus* der wahren Rippen, so daß hier eine scharfe Trennung der beiden Muskeln nicht durchzuführen ist. In der Gegend der wahren Rippen ist

der Verlauf des Intercostalis externus ein normaler von Rippe zu Rippe. Wenn auch nach dem Rücken zu Verschmelzungen mit Ileo-costalis-Fasern vorhanden sind, so ist doch nach dem Sternum zu die veränderte Faserrichtung von dorsal vorne nach ventral hinten deutlich die eines Intercostalis externus. Einige Fasern überspringen die 2. echte Rippe und laufen direkt von der Hinterkante der 1. zum Winkel der 3., ebenso einige oberflächliche Fasern von der 2. wahren unter Überschlagung der 3. zur 1. falschen Rippe. Diese bilden mit den von der 3. wahren Rippe kommenden Fasern jenes von MECKEL beschriebene Muskelbündel, das an der ganzen oberen Hälfte der ersten Flugrippe inseriert und in der Hauptachse mit dem Ausspannen der Flughaut betraut ist. Es tritt in der Fig. 3, Taf. 37 besonders deutlich hervor, da hier die sie sonst bedeckenden Obliquusfasern nicht gezeichnet sind. MAURER nennt diese langen Intercostalismuskeln *M. intercostalis externus longus* und unterscheidet davon die normalen Fasern als *M. i. e. brevis*.

An den folgenden Rippenpaaren ist die intercostale Muskulatur nur noch in Resten vorhanden. Sie ist aufgelöst in eine Anzahl von Bündeln, die durch weite Zwischenräume voneinander getrennt sind. Eigentliche Muskelfasern sieht man nur noch an ihren Ansatzstellen an den Rippen, während die verbindenden silberglänzenden Stränge rein bindegewebigen oder sehnigen Charakter tragen. Derartige Fasern finden sich hauptsächlich im dorsalen Teil der langen Rippen. Distal verschwinden sie, und die Rippen sind hier nur von einem feinen Muskelmantel umgeben, der fast bis an die Spitze der Knorpelleiste reicht. In den Figg. 3 u. 4, Taf. 37 ist nur ein Teil dieses zersplissenen Intercostalis gezeichnet, etwa ebenso-viele Fasern sind bei der Präparation abgerissen. Die Richtung ist deutlich verschieden von der des Ileo-costalis, und man kann die Fasern auch noch unter dem genannten Muskel bis zur Hälfte seiner Höhe verfolgen.

*Calotes* besitzt einen Intercostalis externus in allen Segmenten zwischen 1. Hals- und 5. falscher Dorsalrippe.

Caudalwärts von der letzten verlängerten Rippe sind die *Mm. intercostales* als solche bei *Draco* nicht mehr vorhanden. Die Zwischenräume werden hier völlig durch den Ileo-costalis ausgefüllt, der nach dem Aufhören der Rippen durch sehnige Myosepten segmentiert ist. Aus den Intercostales bildet sich hier der dicke, fleischige *M. quadratus lumborum* (*qu. l.*), der mit einer Zacke noch von der letzten Dorsalrippe, sonst in geradem Ansatz von der

Lumbodorsalfascie seinen Ursprung nimmt. Er inseriert an dem Processus lateralis pelvis (*p. p.*) und an der mit der Schambeinsymphyse (*s. p.*) verbundenen Fascie.

Bisher ist von dem Verbleib des *M. obliquus externus*, der bei allen anderen Reptilien zuerst in die Augen fällt, nicht die Rede gewesen. Untersucht man die von den Rippen abgezogene Haut, so findet man darin, an dem dorsalen Blatt derselben fest-sitzend, eine große Anzahl von parallel verlaufenden dünnen Muskelbündelchen, die wegen ihrer Feinheit nur mit der Lupe oder gar mit dem Mikroskop von den umgebenden Gefäßen, Nerven- und Bindegewebsfasern zu unterscheiden und alle an ihrer Ursprungsstelle abgerissen sind. Um sich ein klares Bild von der Topographie der Flughautmuskeln und -nerven zu verschaffen, muß man sich ein Präparat herstellen, wie es Fig. 5, Taf. 38 wiedergibt. Das Tier ist auf den Rücken zu legen, die Flughaut mit Nadeln auszuspannen, ohne gewaltsam zu zerren, und das Integument vom Bauche aus loszulösen. An der Flughaut bereitet dies besondere Schwierigkeiten, weil die Muskeln derartig fest mit den beiden Blättern verkleben, daß Zerreißen nicht zu vermeiden sind. Ist die Präparation gut gelungen, so hat man noch die Rippen etwa in der Mitte durchzutrennen und ihre Enden aus dem Bindegewebe zu lösen. Diese Methode hat den Vorteil, daß sich die hellen Muskelbündelchen ebenso wie die Nerven sehr schön von der dunkelpigmentierten Unterlage des Rückenblattes abheben. Der *M. obliquus externus* kommt nun als ganz dünne, in lauter feine Muskelbündelchen zerspaltene Muskelschicht, die an der Dorsalseite der verlängerten Rippen ungefähr parallel ihrer Richtung verläuft, zum Vorschein. Das erste dieser Bündel, das den Vorderrand der Flughaut einnimmt und an die erste der stützenden Rippen geht, ist bei weitem das stärkste. Die folgenden kleineren Bündel und einzelnen Fasern vereinigen sich alle mit ihm am Seitenrande des Fallschirmes zu einem gemeinsamen Strang, der die Rippenenden scheidenartig einhüllt und schließlich caudal an der Basis der Flughaut im Unterhautbindegewebe endet. Daß diese Muskeln zusammen in der Tat die Schicht des *Obliquus externus* bilden, geht einerseits aus der Entwicklungsgeschichte hervor, wie später zu zeigen ist, und erhellt auch aus der Art des Ursprungs. Jetzt ist es nämlich verhältnismäßig leicht, durch Loslösen der Rückenhaut seinen Ansatz an den Rippen, der ungefähr an der ventralen Grenze des *Ileocostalis* liegt, festzustellen. Er entspringt in Zacken, von denen die

ersten beiden mit der 2. und 3. Dorsalrippe in Verbindung stehen. Sie reichen bis zu dem mit \* bezeichneten Teil des Ileo-costalis hinauf und werden teilweise von dem hinteren Rand des Latissimus dorsi bedeckt. Die Ansatzstelle ist hier etwa  $\frac{1}{2}$  cm breit, die Fasern vereinigen sich bald, wie in Fig. 4, Taf. 37 dargestellt ist, und bilden das erste, stärkste Bündel des Obliquus externus. Die folgenden Zacken, von denen einige in den Figg. 3 u. 4, Taf. 37 gezeichnet sind, sind viel schwächer. Die Vereinigung mit den anderen geschieht erst am Rande der Flughaut. An der 4. Rippe konnte ich wegen des großen Raumes, den die Insertion des Inter-costalis externus einnimmt, mit Sicherheit keinen Ursprung feststellen; es ist aber anzunehmen, daß auch hier eine Zacke vorhanden ist. Nach dem Schwanze zu erstreckt sich der Muskel bis zur 1. Dorsolumbalrippe, im ganzen also über 8 Myomere.

Bei *Calotes* dehnt sich der Obliquus externus noch weiter nach vorn aus, und zwar bis zur letzten Halsrippe, wo er ventral mit einer Linie abschließt, die von der Spitze der letzten Halsrippe bis zum Knick der ersten Sternocostalleiste geht. Er entspringt in 9 Segmenten an der den Ileo-costalis bedeckenden Fascie in fast horizontaler Linie und setzt sich am ganzen Seitenrande des Pectoralis und des Rectus an. Bei *Draco* wie bei *Calotes* läßt der Obliquus externus nur eine Schicht unterscheiden, wie es MAURER (12) z. B. auch für *Chamaeleo* festgestellt hat. Im Zusammenhang mit der großen Anzahl von Rippen nimmt er hier seinen Ursprung mit 15 Zacken, während SANDERS für *Liolepis belli* deren 8 angibt. Aus MAURER (12) fig. 18, tab. 4 läßt sich erkennen, welches Aussehen der Muskel im embryonalen Zustande bei *Draco* besessen hat, bevor die Zerspleißung, deren Ursachen im entwicklungsgeschichtlichen Teil dieser Arbeit dargelegt sind, einsetzte.

Ohne weitere Präparation sind noch die Muskeln der Ventralseite sichtbar. Auffallend ist die starke Entwicklung des M. pectoralis major, der sich über mehr als  $\frac{1}{3}$  der Bauchlänge ausdehnt und sich bogenförmig an den langen Fortsätzen des Sternums anheftet. Er entspringt in der Mittellinie von der Unterfläche des Episternums und des Prästernums sowie mit je 3 ineinander greifenden kurzen Zacken an dem Xiphisterum der jeweils anderen Seite resp. von der Aponeurose, die mit genau queren Fasern das Xiphisternum in der proximalen Hälfte überspannt. Von diesem ausgedehnten Ansatzstreifen geht der Pectoralis mit stark konvergierenden Fasern zur Innenseite des Humerus, wo er mit kurzer,

breiter Sehne inseriert (Fig. 5, Taf. 38). Die mächtige Entwicklung des großen Brustmuskels ist wohl eine Folge der starken Anforderung, die die Vorderextremitäten durch das Anklammern an der Unterlage nach einem Sprung an ihn stellen. Nach MECKEL (14) ist der Pectoralis aller von ihm untersuchten Saurier bei *Draco* verhältnismäßig am größten. Bei *Calotes*, einer springenden Baumeidechse, überzieht er etwa  $\frac{1}{3}$  der ganzen Bauchfläche.

Caudalwärts schließt sich ihm der M. rectus an. Er geht mit genau längs verlaufenden Fasern vom ganzen Hinterrande des Xiphisternums bis zur Schambeinsymphyse (s. p.), hier mit breiter Sehne inserierend. Er ist durch zwei ausgedehnte Inscriptiones tendineae (ins.) in 3 Teile zerlegt, eine Eigenschaft, die nach SCHNEIDER (23) dem Rectus sämtlicher Agamiden, unter anderen auch des von mir genauer untersuchten *Calotes*, zukommt. Die vordere dieser sehnigen Unterbrechungen bildet etwa ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Basis in der Mitte des Rectus, dessen Spitze in der Linea alba inmitten der vorderen Hälfte des Bauchmuskels liegt. Die Richtung der Sehnenfasern ist die gleiche wie die der Muskelfasern. Die zweite, die Mitte der distalen Rectushälfte einnehmende Inskription hat etwa rhombische Gestalt, wovon zwei Ecken in der linea alba liegen. In der Mittellinie sind beide Inskriptionen mit der später noch zu erwähnenden Aponeurose, in die die Mm. obliqui interni und transversi übergehen, verwachsen, so daß an diesen Stellen die Bauchhöhle nur von einer sehnigen Decke überzogen ist. Caudalwärts läßt sich nach innen zu noch ein kurzer M. rectus profundus unterscheiden, der, durch eine kurze Aponeurose mit quer verlaufenden Fasern von der oberflächlichen Schicht getrennt, nur bis zur hinteren Grenze der zweiten Inskription reicht. Es ist noch zu bemerken, daß der Rectus seitlich seine größte Dicke erreicht und hier die Segmentierung nicht ganz durchgreift, sondern sich auf die oberflächlichen Faserzüge beschränkt. Von dem darunterliegenden Muskel ist er nur durch sehr wenig Bindegewebe getrennt, so daß er sich an der Seite leicht ablösen läßt.

Schneidet man den Pectoralis an seinem Ursprung ab, so wird darunter ein zweiter Muskel sichtbar, der M. thoraciscapularis superficialis BRONN (serratus posterior SANDERS). Er entspringt am Vorderende des Xiphisternums am letzten Drittel desselben, geht mit schräg von unten schwanzwärts nach oben kopfwärts gerichteten Fasern unter Überspringung der ersten wahren Rippe zum freien Ende der letzten Halsrippe, um schließlich an der Scapula und zwar

auf der unteren Fläche am Hinterrande zu inserieren. Eine kleine dorsale Portion heftet sich an dem Winkel der ersten wahren Rippe an und vereinigt sich dann mit dem anderen Teil des Muskels. Bei *Calotes jubatus* fand ich den Muskel in ähnlicher Ausbildung.

Um zu den tieferen Muskelschichten zu gelangen, muß man den letztgenannten Muskel abschneiden und den ganzen Schultergürtel lösen. Das letztere bereitet einige Schwierigkeiten, weil die Befestigung an dem Brustbein eine sehr innige ist. Die proximalen Seitenkanten des letzteren sind nämlich an der Einlenkungsstelle des Coracoids gefalzt und entsenden am hinteren Ende der oberen Lippe einen Fortsatz, der durch ein langes Band mit der Scapula in Verbindung steht. Ist die Präparation gelungen und sind die *Mm. intercostales externi* der Brustregion entfernt, so hat man die Schicht des *M. intercostalis internus* vor sich. Er entspringt an der genannten Sehne und dem proximalen Seitenrande des Sternums, läuft mit anfangs schräg von unten kopfwärts nach oben schwanzwärts, dann mehr horizontal gerichteten Fasern von Rippe zu Rippe zwischen den *Costae dorsales verae* und der Basis des Xiphisternums einher. Nach dem Rücken zu reicht er nicht ganz bis zu dem Winkel, den die Rippen bilden. Im Bereiche der Flugrippen ist kein *Intercostalis internus* vorhanden. Die *Intercostales* der Halsrippen, die SCHNEIDER (23) erwähnt, sind nichts anderes als der Anfangsteil der früher beschriebenen abgesonderten *Ileocostalis*portion.

*Calotes* besitzt einen *Intercostalis internus* ebenfalls nur in der Brustregion. Er erstreckt sich über 4 Segmente von der letzten Cervical- bis zur letzten wahren Dorsalrippe. Nach dem Rücken zu bilden die Winkel der Rippen seine obere Grenze.

Da der *Ileo-costalis* sich sehr schlecht von seinen Ansatzstellen lösen läßt, muß man, um zu den innersten Muskelschichten zu gelangen, das Tier der Länge nach in der Mitte der Bauchwand öffnen. Nimmt man dann die sämtlichen Eingeweide samt dem Rückengefäß heraus, so braucht man nur noch vorsichtig das ganz schwarz pigmentierte Peritoneum loszulösen, um ein Präparat nach Art des in Fig. 6, Taf. 37 dargestellten Befundes zu erhalten. Es ist darauf zu achten, daß das Auseinanderklappen der Bauchwand nicht gewaltsam vorgenommen wird; das hat bei dem angelegten Zustande, in dem sich die Rippen befinden, regelmäßig eine Zerreißung der daran befestigten dünnen Muskeln zur Folge.

Der zuerst ins Auge fallende Muskel ist der *M. retrahens costarum*. TIEDEMANN (25) erwähnt ihn als Beweger der Rippen beim Fliegen.

Nach seiner Abbildung inserieren die Segmente an den zugehörigen Rippen desselben Wirbels, von dem sie ihren Ursprung nehmen. Das stimmt so wenig mit meinen Beobachtungen überein wie die dreieckige Form, die sie besitzen sollen. Sie entspringen an den Seitenflächen von im ganzen 9 Wirbeln, beginnend an dem, der die vorletzte wahre Rippe trägt, aufhörend mit dem zur letzten Dorsolumbalrippe gehörigen Segment. An den ersten 4 Wirbeln sind keine deutlichen Sehnen zu bemerken, an den folgenden Teilen vermitteln lange platte Sehnen den Ansatz. Dieser Muskel bildet kein kontinuierliches Stratum, sondern die einzelnen Segmente sind durch weite Zwischenräume, zwischen denen der Longissimus dorsi durchschimmert, unterbrochen. Der Faserverlauf ist etwas schräg nach vorn gerichtet und je nach der Stellung der Rippen mehr oder weniger horizontal. Von jedem der in Betracht kommenden Wirbel entspringen 2 Portionen, an der vorderen Hälfte ein breiterer und längerer Bauch, der an dem basalen Ende der vorhergehenden, und nach hinten anschließend ein kürzerer, schmalerer Bauch, der an der zugehörigen Rippe des gleichen Wirbels, in jedem Falle am hinteren Rande, inseriert. Es befestigen sich also an jeder Rippe — mit Ausnahme der ersten und letzten, die in Betracht kommen — zwei Muskeln, basalwärts die kleinere Portion des zu dem gleichen Segment gehörigen Zackens und unmittelbar distal daran anschließend die größere Portion des folgenden Zackens. Je zwei zu verschiedenen Rippen gehörige Portionen bilden aber ein einziges Segment; die Zweiteilung tritt am deutlichsten bei expandiertem Muskel hervor. Nach dem Schwanze zu wird die Mächtigkeit der beiden Portionen einander gleichartiger. Die erste Zacke des Rückwärtsziehers, die mit der ersten Dorsalrippe in Verbindung steht, ist allein einheitlich. Die Gestalt der einzelnen Teile ist trapezförmig und nähert sich höchstens in völlig kontrahiertem Zustande der von TIEDEMANN angegebenen dreieckigen Form. Der *M. retrahens costarum* liegt ventral von den Nervenstämmen. In der Fig. 6, Taf. 37 ist er seiner ganzen Ausdehnung nach gezeichnet nach einem Tiere, dessen Rippen eine etwas übermäßige Spannung erlitten hatten. Am Lumbalteil, von da ab, wo sich der *Quadratus lumborum* aus den *Intercostalis*-muskeln gebildet hat, fehlt der *Retrahens costarum*.

Bei *Iguana tuberculata* ist nach MIVART die Ausdehnung über 9 Segmente die gleiche, aber die Insertion beginnt vorn schon an den letzten beiden Cervicalrippen. Bei *Calotes jubatus* sind nach meinen Befunden die Verhältnisse genau wie beim Leguan: der

vorderste Ansatzpunkt ist der letzte Halswirbel, der vorderste Insertionspunkt die vorletzte Halsrippe. MAURER (12) kennt einen *Retrahens costarum* in dieser Ausbildung nur an *Hatteria*, bei den anderen von ihm untersuchten Tieren, *Crocodylus*, *Cyclodus* und *Chamaeleo*, verhält er sich als wirklicher Intercostalmuskel, da er nicht an den Wirbelkörpern, sondern an den Rippen entspringt und von da schräg nach vorn zur zweitnächsten Rippe verläuft. Er nennt ihn daher *Intercostalis internus dorsalis longus*. Für *Chamaeleo* gibt MAURER (12) noch einen zweiten Muskel an, den *M. subvertebralis*, der nach Ursprung und Insertion sowie durch die Zweispaltung große Ähnlichkeit mit dem *Retrahens costarum* bei *Draco* hat. Vielleicht hängt die Ausbildung dieses Muskels mit der anfangs erwähnten Beweglichkeit der Rippen bei *Chamaeleo* zusammen.

Durch die Loslösung des Peritoneums ist auch die innerste Schicht der Bauchwand, der *M. transversus*, freigelegt worden. Er stellt eine einheitliche, papierdünne, kaum mehr als eine einzige Faserschicht enthaltende Muskelplatte dar, die unsegmentiert die ganze Flanke bedeckt. Er erstreckt sich von dem lateralen Winkel des rautenförmigen Brustbeins bis zur fünften Dorsolumbalrippe nach hinten und entspringt mit Zacken an allen Rippen, am Sternalteil der ersten wahren Rippe beginnend. Die Zacken reichen anfangs bis zur Mitte der Insertionsstelle des *Retrahens costarum*, nach dem Schwanz zu rücken sie höher zur Basis der Rippen hinauf. Wo die Rippen wegen ihrer Kürze nicht mehr als Ansatzpunkt ausreichen, dienen Sehnen dieser Funktion. Im ganzen sind 14 solcher Zacken vorhanden; schließlich verwischt sich allerdings ihre Gestalt, und sie gehen in eine gerade Ursprungslinie über. Die Fasern verlaufen dorsoventral, ein wenig schräg nach vorn gerichtet, bis zum langen Brustbeinhang derselben Seite. Auf dem Bauche ist der *Transversus* mit dem *Obliquus internus* zusammen der ganzen Länge nach vermittelt einer Aponeurose mit den *Inscriptiones tendineae* des *Rectus* verwachsen. In der Fig. 6, Taf. 37 sind nur zwei Zacken des Muskels gezeichnet, um den Faserverlauf und das Lageverhältnis zu den Zacken des vorigen zu zeigen. Bei *Calotes* ist der Muskel ähnlich gebaut, er besitzt nur etwas mehr schräg nach vorn gerichtete Fasern, deren zackige Ansatzstellen an allen Rippen zwischen der ersten wahren bis zur fünften falschen inklusive liegen; er inseriert am Sternum und an der sehnigen *Linea alba*.

Der Bau des *Transversus* verhält sich, wie schon SCHNEIDER (23) bemerkt, bei *Draco* der Regel gemäß und stimmt mit allen von



MAURER (12) untersuchten Formen mit Ausnahme von *Chamaeleo* überein, sowohl nach seinem zackigen Ursprung am Sternalteil sämtlicher Rippen als auch nach seinem ununterbrochenen Verlauf. Eine Segmentierung ist nur noch an der Art seines Ansatzes zu erkennen. Bei *Chamaeleo* ist der Transversus insofern anders ausgebildet, als seine Fasern nicht glatt zur Insertion durch verlaufen, sondern unterwegs an Rippen inserieren und von da aus weiter zu ihrer Aponeurose gehen, so daß hierdurch der Transversus als ein segmentierter Muskel erscheint.

Noch ein zweiter gleichdünner Muskel nimmt bei *Draco* an der Bildung der Körperflanken teil, der *M. obliquus internus*. Man kann wegen der außerordentlichen Feinheit der Schichten die Zahl der an der Zusammensetzung beteiligten Muskeln mit Sicherheit nur durch Hilfe des Mikroskops erkennen, indem man ein Stück der Wandung herausschneidet, mit Boraxkarmin durchfärbt und die übereinanderliegenden Faserkreuzungen abzählt. Da keine Rippen einen festen Halt bieten, ist eine vollständige Trennung dieser zwei Muskeln nicht leicht auszuführen. Transversus und Obliquus internus bilden zusammen eine so dünne Schicht, daß man außen das dunkle Bauchfell noch durchschimmern sieht. Der Verlauf der Fasern ist der für den Obliquus internus typische und aus den Figg. 3 u. 4, Taf. 37 ersichtlich; er ist von dorsal schwanzwärts nach ventral kopfwärts gerichtet. Der Obliquus überzieht die ganze Bauch- und Brustseite und ist von dem Intercostalis internus durch größere Abweichung seiner Fasern von der Horizontalen leicht zu trennen. Ventral inseriert er der ganzen Länge nach an der schon öfter genannten Aponeurose, die gemeinsam mit der des vorigen Muskels mit den Inscriptiones des Rectus verschmilzt. Die Grenze zwischen dem fleischigen und dem sehnigen Teil wird gerade noch vom Rande des Rectus bedeckt. Nach dem Schwanze zu tritt der Obliquus internus in Verbindung mit der kurzen Aponeurose, die die hohe und die tiefe Schicht des Rectus voneinander trennt. Nach vorn reicht er bis zum proximalen Ende des Xiphisternums.

Auch dieser Muskel nimmt wie der vorige in Zacken, die an der zweiten verlängerten Rippe beginnen und sich über 10 Segmente erstrecken, seinen Ursprung; nur die Fasern der 3 ersten Zacken gehen zum Sternum bzw. zu seinen Anhängen. Da, wo die Rippen sehr kurz sind, also an den letzten Dorsolumbalrippen, setzt er sich an die sehnigen Myosepten an, die ihre Stelle vertreten. Der Aufbau dieses Muskels ist der gleiche, wie MAURER (12) ihn für *Hatteria*

beschreibt. Er stellt eine dünne gleichartige Muskelplatte dar, die nur durch ihren Ursprung in Zacken ihren metameren Aufbau verrät, sonst aber genau wie der Transversus völlig unsegmentiert ist. Die Zacken beginnen etwa  $\frac{1}{2}$ —1 cm oberhalb der unteren Grenze des Ileo-costalis, nach dem Schwanze zu, wo der letztere nicht so tief herabreicht, ungefähr auf der Höhe der Grenzlinie. Das caudale Ende des Obliquus internus fällt mit dem des Transversus zusammen. In der Fig. 6, Taf. 37 sind wieder nur 2 Zacken gezeichnet und zwar die zweite und dritte, die ihre Fasern noch zum Xiphisternum schicken. Sie beginnen etwas weiter ventral an den Rippen als die des Transversus, werden also von diesen überlagert. SCHNEIDER (23) hat, wie ich schon anfangs sagte, auf die merkwürdige Tatsache aufmerksam gemacht, daß zwischen den Rippen und den Recti die Serrati (= Obliqui interni) in ihrer ganzen Ausdehnung eine ununterbrochene Schicht darstellen, während sie bei allen übrigen Sauriern in der Brustregion als einzelne Bündel von Rippe zu Rippe gehen und nur im Bereich der Lendenrippen ein zusammenhängendes Stratum bilden. Das stimmt mit den Angaben, die MAUREL (12) macht, überein, und ich kann es auch für *Calotes* bestätigen. Eine Ausnahme macht allein *Hatteria*, die einen mit 15 Zacken entspringenden Obliquus internus von der Anordnung wie bei *Draco* besitzt. Auch hier erreichen die Fasern der 5—6 ersten Zacken das Sternum, während die hinteren Zacken in eine breite, sich bis zur ventralen Mittellinie erstreckende Aponeurose übergehen. Auch hier treten also alle Fasern mit knöchernen oder knorpligen Rippen teilen nicht mehr in Verbindung.

Fassen wir noch einmal kurz die Befunde der Rumpfmuskulatur bei *Draco* zusammen, so ergibt sich folgendes. Durch die anatomische Eigentümlichkeit, daß sich die Dorsalrippen vom 4.—9. Paare nicht nach dem Bauche zu krümmen wie bei den anderen Reptilien, sondern die Muskelwand durchbrechen und frei nach außen vorragen, scheidet sich der Rumpf in einen thoracalen und einen abdominalen Bezirk. Jeder läßt sich wieder durch Annahme einer ungefähren Grenze längs des ventralen Endes des Ileo-costalis in einen dorsalen und ventralen Teil sondern. Im dorsalen Teil beider Regionen liegen nur zwei, wenn auch dicke Muskelschichten übereinander, der M. ileo-costalis und der M. retrahens costarum, beide durch Ursprung und Insertion von deutlich metamerem Charakter. Die abgespaltene Schicht des Ileo-costalis in der Halsregion ist

nicht als besondere Schicht anzusehen, da in ihren tieferen Faserlagen beide ineinander übergehen.

In der ventralen Partie der Brustregion ist die Schichtenfolge der Seitenrumpfmuskeln eine dreifache, 1. ein wenn auch nicht immer deutlich unterscheidbarer *M. intercostalis externus*, 2. ein *M. intercostalis internus*, dessen Fasern sich mit denen des vorigen kreuzen, 3. ein *M. transversus*. Alle diese Muskeln sind für sich lückenlos ausgebildet. Sieht man in der abdominalen Region davon ab, daß sich zwischen den mittleren Muskellagen das ventrale Blatt der Flughaut dazwischenlegt, so kann man hier von 4 aufeinanderfolgenden Schichten sprechen: 1. *M. obliquus externus*, 2. *M. intercostalis externus*, 3. *M. obliquus internus*, 4. *M. transversus*. In der Lumbalregion tritt an die Stelle des *Intercostalis externus*, von da ab, wo die Rippen verkümmern, der *M. quadratus lumborum*. Zwar gehört der *Obliquus externus* seinem Ursprung nach mit den beiden ersten Zacken auch zur thoracalen Region, seinem Verlauf nach aber zur abdominalen. Bei 1. und 2. der letzten Gruppe kann man zwar von einer Muskelschicht im eigentlichen Sinne nicht reden, in dieser Aufzählung kommt es indessen nur auf das Vorhandensein von Muskulatur überhaupt an.

Mit anderen Reptilien verglichen, weist *Draco* in seiner Rumpfmuskulatur recht einfache Verhältnisse auf. Bei *Calotes jubatus* finden sich in der Brustregion 5 Schichten, *Obliquus externus*, *Intercostalis externus* und *internus*, *Obliquus internus* und *Transversus*, in der Bauchregion, wo der *Intercostalis internus* fehlt, deren nur 4. Nach MAURER (12) besitzt *Hatteria* in ihren seitlichen Bauchmuskeln eine 6- resp. 8fache Schichtung, indem vom *Obliquus externus* ein *superficialis* und ein *profundus* ausgebildet ist und der *Intercostalis internus* sich über die ganze Ausdehnung des Rumpfes hinzieht. An den beiden *Intercostales* lassen sich, wenn auch nur streckenweise, je ein *longus* und ein *brevis* unterscheiden. *Lacerta* hat im Brustabschnitt die gleiche Schichtenzahl wie *Hatteria*, in der Lumbalgegend deren nur 5, da hier der *Intercostalis externus* den Rippen entsprechend verkümmert ist. Dem Crocodil fehlt der *Obliquus internus* vollkommen, im Abdominalteil auch der *externus*, so daß bei ihm nur 5 bzw. 4 Lagen vorhanden sind. Sehr einfache Verhältnisse der ventralen Rumpfmuskulatur mit 4 und 3 Schichten weist *Chamaeleo* auf durch gänzlichen Mangel des *Obliquus internus* und Ausbildung nur eines einzigen *Obliquus externus*. *Draco* unterscheidet sich von allen dadurch, daß der *Obliquus externus* in der

Brustregion überhaupt nicht vorhanden ist. Eine größere Ähnlichkeit mit *Hatteria* ergibt sich durch die mit Ausnahme ihres Ursprungs von jeder Beziehung zu der Körpersegmentierung losgelösten *Obliquus internus* und *Transversus*. Daß die eigenartigen Muskelformen, die wir bei *Draco* antreffen, mit der Ausbildung besonderer neuer Locomotionsorgane zusammenhängen, ist ohne weiteres klar. Wie das geschieht, wird des Näheren im entwicklungsge-schichtlichen Teil der Arbeit zu zeigen sein.

#### 4. Innervation.

Die Innervierung der Bauchmuskeln besorgen die *Rami ventrales* der Spinalnerven. Gleich nach Verlassen des Wirbels geht vom Hauptast ein kleiner Zweig zum *M. retrahens costarum*. Etwas weiter ventral gabelt sich der Ast in zwei gleichstarke Zweige. Der eine Nerv durchbricht die beiden Schichten des *Transversus* und des *Obliquus internus* und tritt in die Flughaut über, wo er wieder eine Verzweigung eingeht. Der untere dieser beiden Flughautnerven verläuft an der caudalen Seite neben den langen Rippen, um erst kurz vor dem distalen Ende in den *M. intercostalis externus* einzutreten. Der obere legt sich ganz an das dorsale Blatt der Flughaut an und zieht hier zum Flughautrande hin, wo er in den *Obliquusfasern* endigt. Der *M. obliquus externus* wird im ganzen von 10 solcher Nervenpaare versorgt, die in der Fig. 5, Taf. 37 durch punktierte Linien angedeutet sind. Das weist darauf hin, daß wohl auch 10 *Myomere* an der Bildung des *Obliquus externus* beteiligt sind, indessen lassen sich die Fasern des letzten Segments in der Flughaut nicht mehr feststellen. Da nur 6 Flugrippen vorhanden sind, ist der Verlauf der ersten und der letzten beiden Nervenpaare von dem Skelet unabhängig; Richtung und Verzweigung ist aber bei allen gleich. Das letzte Paar muß, ehe es in den Fallschirm eintritt, außer den schon genannten Muskeln den *Quadratus lumborum* seiner ganzen Dicke nach durchsetzen.

Verfolgt man den ventral gelegenen Zweig der zuerst erwähnten Gabelung des Hauptastes, so sieht man diesen in der Bauchwand der ganzen Ausdehnung nach zwischen *M. transversus* und *M. obliquus internus* hinziehen. Schließlich dreiteilt er sich und innerviert einerseits diese beiden Muskeln, andererseits den *Rectus ventralis*. In der Textfig. B, die einen schematischen Querschnitt durch das ganze Tier mitsamt dem basalen Teil des Fallschirms darstellt, sind die geschilderten Innervationsverhältnisse leicht zu verfolgen.

Auf der linken Seite sind auch die Hauptmuskelzüge ihrem Verlauf nach eingezeichnet.

Hinsichtlich der Blutversorgung der Flughaut gelang es mir nicht, irgend etwas Gewisses festzustellen, da die Gefäße infolge der langen Aufbewahrung der Tiere in der Konservierungsflüssigkeit so maceriert waren, daß ich sie nicht freilegen konnte. Aus denselben Gründen war eine Farbinjektion unmöglich. TIEDEMANN (25) sagt darüber folgendes: „Der hintere Stamm der Arteria aorta beugt

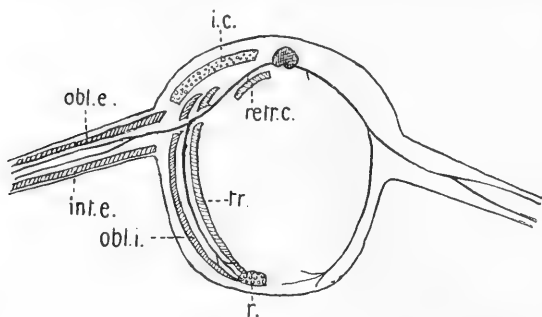


Fig. B.

sich gleich rückwärts und läuft zwischen den Lungen an der Wirbelsäule herab. Sie gibt Zwischenrippenschlagadern ab, die zwischen den Rippen bis in die Flughaut fortlaufen.“

#### IV. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

##### 1. Entwicklung der äußeren Körperform.

Wie weit die Entwicklung der Tiere fortgeschritten ist, wenn die Eier abgelegt werden, darüber vermag ich keine Angaben zu machen. Die Eier aus den Eileitern der weiblichen Tiere, die ich untersuchte, zeigten noch keine Spur einer Keimscheibe, die, wenn vorhanden, durch den Alkohol jedenfalls völlig unkenntlich gemacht worden war. Die jüngsten Embryonen, die mir aus den abgelegten Eiern zur Verfügung standen, wiesen schon deutliche Extremitätenknospen auf. Für die Untersuchung der Flughautentwicklung kommen erst viel ältere Tiere in Frage. Wie lange die Entwicklung des Embryos im Ei dauert, darüber ist leider nichts beobachtet worden.

Die ersten Andeutungen der Flughaut finden sich auf ziemlich späten Entwicklungsstadien. Ich habe eine solche aufsteigende Reihe aus meinem Material zusammengestellt und in zwölf Bildern auf Taf. 38 wiedergegeben. Ich habe die Embryonen in der Lage ge-

zeichnet, die sie durch die Konservierung erhalten haben. Obwohl für meinen Zweck weniger gekrümmte Tiere manchmal bessere Bilder geboten hätten, habe ich doch Streckungsversuche, die bei der Sprödigkeit der Objekte höchstens zu Verletzungen geführt hätten, unterlassen. Von jedem Tier werde ich eine kurze Skizzierung der äußeren Körperformen geben, im übrigen verweise ich auf die Abbildungen.

Der jüngste auf Taf. 38 gezeichnete Embryo von 6,5 cm Körperlänge (in gekrümmtem Zustande) ist der älteste, bei dem noch keine Spur der Fallschirmanlage ausgebildet ist. Der Körper ist außerordentlich stark gekrümmt, so daß der in Windungen aufgerollte Schwanz sich teilweise über das Auge hinüberschiebt. Auffallend ist bei allen Embryonen die Größe der hier oval gestalteten Augen, an deren Rand eine kreisförmige Lidfalte sichtbar wird. Das Mittelhirn ist ebenfalls sehr mächtig entwickelt; von oben gesehen, erscheinen Augen und Mittelhirn wie die drei Blätter eines Kleeblattes. Die Epiphyse ist sehr deutlich. Die Kiemenspalten sind schon völlig geschlossen. Leber und Herz bedingen mächtige Hervorwölbungen der Bauchwand. An den Gliedmaßen treten Knie- und Ellbogengelenke eben hervor, Hand und Fuß sind durch paddelförmige Gestalt der Extremitäten angedeutet.

Die starke Krümmung des Körpers hat bei dem nächstälteren Tier (2) bedeutend nachgelassen. Die Nackenbeuge ist verschwunden und das Gehirn äußerlich deutlich differenziert in Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Die Hemisphären senden gut ausgebildete Lobi olfactorii nach vorn, das Mittelhirn überragt die anderen Hirnpartien nur noch wenig an Größe, und die Epiphyse ist äußerlich kaum noch sichtbar. Die Augen haben an Größe noch zugenommen, die Eigestalt desselben ist ausgeprägter und die Lidfalte weiter vorgeückt. Die Entwicklung des Gesichts ist sehr weit gediehen, ein Ober- und Unterkiefer deutlich vorhanden. Die Zunge ist im geöffneten Munde sichtbar und zeigt an der Spitze die für die Crassilinguer charakteristische kurze Einkerbung. Das Riechorgan tritt in Form von zwei kleinen Buckeln vor, die Lage des Trommelfelles ist durch eine flache Hervorwölbung der Haut gekennzeichnet. Die Extremitäten sind in der Entwicklung weit fortgeschritten, Hand und Fuß haben 5 deutliche, wohlgetrennte Zehen, die am distalen Ende etwas erweitert sind und spitz auslaufen. Der Schwanz ist länger geworden und in  $1\frac{1}{2}$  Windungen aufgerollt.

Die Stelle der zukünftigen Flughaut ist durch 6 Rippen ange-

deutet, die schwach durch die Haut hindurchschimmern und nur eine geringe — in der Zeichnung nicht sichtbare — äußere Buchtung hervorrufen. Am aufgehellten Tiere sieht man, daß diese Rippen die übrigen an Länge beträchtlich überragen.

Beim 3., 9 mm langen Embryo hat sich eine Ausgleichung der einzelnen Hirnpartien vollzogen, indem das Mittelhirn noch mehr zurückgetreten ist. Die Gliedmaßen sind weiter entwickelt, was besonders an den Gelenken hervortritt. Der Kehlsack beginnt sich, an seiner durchscheinenden Haut kenntlich, aus der Umgebung herauszuheben. Die Grenzen des *M. cucullaris* und des *M. latissimus dorsi* sind auffallend deutlich. Über der Linse treten die Irisfalten heraus. Das Gesicht ist schnabelartig zugespitzt. Der Schwanz zeigt  $2\frac{1}{2}$  Windungen.

Vom Fallschirm heben sich die 6 verlängerten Rippen durch weißliche Färbung in aller Deutlichkeit von der Haut ab; außerdem sind unter dem *Latissimus dorsi* noch die 3 wahren Rippen bemerkbar sowie caudalwärts eine kurze Rippe.

Leider klafft hier eine kleine Lücke in der Vollständigkeit meiner Entwicklungsreihe, wie aus der Fig. 4 hervorgeht. Die Augenlider dieses Tieres sind bis auf eine kleine ovale Öffnung geschlossen, der Rand der Linse ist von einer dunkel pigmentierten Iris bedeckt. Die einzelnen Hirnpartien sind noch mehr zusammengerückt, lassen schon ihre definitive Anordnung erkennen und schimmern nur noch mit verwischten Konturen durch die Hirnkapsel durch. Die gut entwickelten Extremitäten besitzen an den Zehen deutliche Krallenbildungen. Am Ohr ist der Ansatzpunkt der *Columella* durch Hervorwölbung des Trommelfelles gekennzeichnet. Die Haut des Kehlsackes hat sich in mehrere kleine Falten gelegt.

Die Flugorgane treten in Form von zwei dicken, seitlichen Hautwülsten aus der Körperoberfläche heraus. Die darin enthaltenen Rippen sind äußerlich nicht mehr sichtbar, aber drei größere Längsfalten bezeichnen ihre Lage und Richtung. Die beiden ersten und die beiden letzten Paare sind noch nicht durch äußerliche Faltung der Haut abgesondert. Auf der Ventralfläche weisen die Wülste eine ganze Anzahl, etwa 12—14, paralleler Längsfaltungen auf (cf. Fig. 9, Taf. 37), die den Außenrand der Flughaut gekerbt erscheinen lassen. Die Hautwülste beginnen am Vorderende der hinteren Extremitäten, an der Basis des Oberschenkels, an dem sie kurz hinauflaufen. An dieser Stelle treten sie nur wenig aus der Körperwand hervor. Nach vorn reichen sie nicht ganz bis zum caudalen Seiten-

rande des *M. latissimus dorsi*, dessen Grenzen nur noch schwach durch die Körperwand hindurchschimmern, bei günstiger Beleuchtung aber deutlich zu erkennen sind. Die Länge der Flughautgrenzen am basalen und am distalen Ende ist noch ohne bedeutende Unterschiede. Es macht sich aber doch schon eine Totalfaltung in der Nähe des caudalen Endpunktes durch eine schwache Buchtung, die auf der einen Körperseite schon eine ziemliche Krümmung besitzt und caudalwärts weiter heraustritt, bemerkbar. Überhaupt halten sich die Fortschritte in der Entwicklung des Fallschirms auf beiden Seiten nicht immer das Gleichgewicht, was namentlich an jüngeren Stadien deutlich zum Vorschein kommt (cf. Fig. 7, Taf. 37).

Das nächste Tier (5) weist völligen Schwund der Nackenbeuge auf und vollkommene Einebnung aller Hirnabschnitte. Die Lider lassen oberhalb und unterhalb des querovalen Spaltes den Anfang des Hautreliefs erkennen. Der Kehlsack und die seitlichen Halssäcke besitzen deutliche Faltung. Die völlig gegliederten Zehen sind bedeutend verlängert und enden mit gut ausgebildeten Krallen. Der Hüftknochen wölbt die Haut wie beim erwachsenen Tier spitzhöckerartig vor. Der Schwanz ist wieder bedeutend verlängert.

Das Wachstum der Flughaut ist besonders in seitlicher Richtung fortgeschritten. Zwischen den Rippen schneiden im ganzen 4 Furchen ein, ohne daß es schon zu einer Abfaltung gekommen wäre. Am hinteren Ende hat sich der distale Rand der Flughaut in eine große Falte gelegt, da das basale Ende im Wachstum zurückgeblieben ist. Hier sind indessen eine größere Anzahl von sekundären Falten aufgetreten.

Das folgende Stadium (6) weist bei einer Länge von 10 mm — diese Maße beziehen sich immer auf die größte Länge des gekrümmten Embryos — den Beginn der Beschuppung auf, die sich namentlich auf der Bauchhaut als feine Körnelung zeigt. Ebenfalls hier tritt zuerst Pigmentierung auf, an der Schwanzspitze und an einigen Stellen des Schwanzrückens. Auf der Unterseite der Krallen sieht man besonders deutlich das die Krallenspitze weiter überragende von der dunkel gefärbten Krallenplatte scharf abstechende Epidermispolster, über dessen Entwicklung Herr Privatdozent Dr. W. J. SCHMIDT vom hiesigen Institut demnächst seine Beobachtungen veröffentlichen wird. Die Augen lassen nur noch einen engen Spalt zwischen sich frei und zeigen einen deutlich abgesetzten Rand, auf dem sich schon die Grenzen der Beschilderung herausgebildet haben.



Die Flughaut ist weiter in die Länge gewachsen, aber auch jetzt noch sind nicht mehr als 4 Furchen zwischen den Rippen vorhanden. Die Lage der Flughaut zum Körper erinnert etwas an die der Flügelscheiden einer freien Insectenpuppe, z. B. eines Käfers, die sich unter dem Bauche fast berühren. Auch bei den *Draco*-Embryonen streben die beiderseitigen Hautfalten zu einem gemeinsamen Punkte hin, der bei den gekrümmten Tieren aber auf dem Rücken liegt. Auf den folgenden Bildern tritt diese Ähnlichkeit noch mehr hervor.

Bei dem in Fig. 7 wiedergegebenen Embryo ist die Ausbildung des Schuppenkleides weiter gediehen und hat sich über die Augen und besonders den Schwanz ausgedehnt; dieser letztere hat eine bedeutende Verlängerung erfahren. Die Falten der Halssäcke treten deutlich in die Erscheinung. An den Krallen ragt das Epidermispolster ein bedeutendes Stück unter der Krallenplatte hervor. Von diesem Stadium ab beginnt es sich wieder zurückzubilden.

Die Flughaut ist wiederum ein gutes Stück in die Länge gewachsen, ihr äußerster Rand nähert sich dem der anderen Seite immer mehr.

Bei dem folgenden Embryo 8 hat sich die Zahl der pigmentierten Stellen vermehrt und es zeigt sich längs des Rückens eine Reihe der charakteristischen hufeisenförmigen Flecken, die nach dem distalen Ende zu offen sind. (Das Tier ist mit seinem caudalen Teil für die Zeichnung etwas erhöht gestellt worden, damit die Flughaut deutlicher hervortritt. Infolgedessen erscheinen die Linien der Kopfpattie etwas verkürzt.) Die Halssäcke sind deutlich sichtbar, das Krallenpolster ist nur noch wenig länger als seine Bedeckung.

An der Flughaut sind die 6 Rippen durch Faltung gesondert erkennbar.

Die Abbildungen Fig. 8—12 dienen in der Hauptsache zur Erläuterung der Lageverhältnisse von Extremitäten und Flughaut im Ei. Die Altersabstufung dieses älteren Embryonen läßt sich am besten verfolgen an der allmählichen Rückbildung des schon öfters erwähnten Epithelpolsters unter den Krallen, die bei dem in Fig. 12 abgebildeten Tier, das kurz vor dem Ausschlüpfen gestanden haben mag, völlig verschwunden sind. Die anderen Merkmale, Ausbildung des Farb- und Schuppenkleides, lassen bei der Unterscheidung der fortgeschrittenen Stadien im Stich, da nur noch geringe Veränderungen im späteren Verlauf der Ontogenese eintreten und sich

die ausgewachsenen Tiere hierin kaum noch von den reiferen Jugendformen unterscheiden.

Fig. 9 zeigt den Fötus in der natürlichen Lage, wie sie durch die Form des Eies bedingt ist. Bei der beträchtlichen Größe des ausschlüpfenden Tieres im Vergleich zum Behältnis — der der Fig. 12 zugrunde liegende Embryo besitzt ausgestreckt eine Gesamtlänge von 62 mm, wovon 38 mm auf den Schwanz entfallen, während die Größe der mir zur Verfügung stehenden Eier  $11 \times 8$  mm nicht übersteigt — müssen die Tiere sich außerordentlich zusammenkrümmen, um im Ei Platz zu finden. Die Lage im Ei ist nicht immer dieselbe, wie man bei einem Vergleich der Figg. 7 und 9 erkennt. Bei dem jüngeren Tiere sind die Ellbogen und der größte Teil der vorderen Extremität innerhalb der Flughaut verborgen, bei dem Embryo No. 9 bedecken sie, wie es meistens der Fall ist, die Häute von außen. Die Vorderfüße werden stets zwischen den hinteren Extremitäten gehalten und der lange Schwanz in der Regel an der linken Seite stark aufgerollt getragen. Der Kopf liegt der zusammengelegten, rechten hinteren Extremität dicht auf. Der seitliche, beim ältesten Tier auch der ventrale, Halssack hebt sich gut heraus. Auf der Flughaut sieht man 5 den Intercostalräumen entsprechende Furchen, in der Nähe der hinteren Extremität auch die Hauptfaltung. Die Spitzen der Flughaut berühren sich über der Schwanzwurzel.

Fig. 10 und 11 zeigen etwas gestreckte ältere Tiere, besonders bei ersterem ist der Kontakt der langgestreckten Flügel gut erkennbar. In Fig. 12 endlich ist ein Embryo, der offenbar kurz vor dem Verlassen der Eischale gestanden hat, ganz gestreckt abgebildet. Die etwas auseinandergezogene Flughaut reicht wie beim ausgewachsenen Tier bis zur Mitte der Basis der hinteren Extremität.

## 2. Entwicklung der inneren morphologischen Verhältnisse des Fallschirms.

Da es von vornherein klar war, daß die älteren Embryonen im inneren Bau ihrer Flughaut nur geringfügige Unterschiede den ausgewachsenen Tieren gegenüber aufweisen würden, kam es für mich nur darauf an, die jungen Tiere mit beginnender Entwicklung des Hautwulstes einer mikroskopischen Untersuchung zu unterwerfen. Das auf Taf. 38, Fig. 2 abgebildete Tier zeigt die inter-

essantesten Verhältnisse. Äußerlich war außer den verlängerten Rippen, die namentlich am aufgehellten Objekt ihre ungewöhnliche Ausdehnung zeigten, nichts zu sehen, was auf eine Anlage der Flughaut deutete. Eine nur einseitig ausgebildete kleine Hautfalte konnte ebensogut einem äußeren Insult oder der Konservierungsmethode ihren Ursprung verdanken. Da die linke Seite nicht so weit fortgeschritten war wie die rechte, so war es möglich, an demselben Tier verschiedene Entwicklungszustände zu beobachten und im Bilde festzuhalten, wie der Querschnitt Fig. 7, Taf. 37 zeigt. Es muß vorausgeschickt werden, daß schon bei dem jüngsten Embryo Fig. 1, Taf. 38, erst recht also bei dem nächsten, dem der jüngere Querschnitt entnommen ist, die Muskulatur vollkommen entwickelt ist, und zwar bietet sie auf diesem Stadium ein ganz normales Bild in der Lagerung der Schichten, wie es die verwandten Gattungen aufweisen, d. h. die *Mm. transversus*, *obliquus internus*, *intercostalis externus* und *obliquus externus* bilden, von innen nach außen gerechnet, in der Abdominalregion eine ununterbrochene Schichtenfolge.

Die Entwicklung der Flughaut erhält ihren Anstoß von einer mächtigen Bindegewebswucherung, die an drei Stellen einsetzt zwischen Integument und *M. obliquus externus*, zwischen diesem und den Intercostalmuskeln und am stärksten zwischen Intercostalmuskeln und dem *Obliquus internus*. Dadurch werden die erwähnten Partien nach außen gedrängt und außerhalb der beiden innersten Muskelschichten breite Zonen, die lediglich von lockerem Bindegewebe erfüllt sind, geschaffen. Dieser Wucherungsprozeß übt auf das Integument eine besondere Wirkung aus, indem oberhalb und unterhalb der Stelle, wo der Hautwulst zuerst nach außen vortritt, eine Verdickung des Integuments Platz greift. Die Zellen des Epithels nehmen um das Doppelte an Ausdehnung zu, werden lang prismatisch, und die unterliegende Cutislamelle zeigt eine beträchtliche Vermehrung ihrer Fasern gegenüber den angrenzenden Partien. Es ist augenscheinlich, daß unter diesen Umständen die zwischen diesen beiden Verdickungsstreifen liegende, dünn gebliebene Zone der Haut einem inneren Druck gegenüber ein *Punctum minoris resistentiae* bildet und sich bei dauernder Vermehrung des Bindegewebes als Falte vorwölben muß. Wenn einmal der Faltungsprozeß eingeleitet ist, haben diese verdickten Hautpartien wohl ihre Bedeutung verloren und gleichen sich wieder aus. Auf späteren Phasen der Entwicklung ist nichts mehr von ihnen zu bemerken.

Die intercostale Muskulatur kann offenbar in ihrem Wachstum

am wenigsten Schritt halten mit der rasch um sich greifenden Bindegewebswucherung. Anfangs, d. h. in den proximalen und distalen Partien der Flughaut, bildet sie noch zusammenhängende Lagen zwischen den Rippen. Sobald aber die Anhäufung von Bindegewebe weiter gediehen ist, zeigen sich hin und wieder Lücken in ihrem Bauch, die naturgemäß zuerst in der Mitte, wo der Hautwulst am raschesten wächst, auftreten. Späterhin führt diese Lockerung zu der gänzlichen Aufspaltung des Muskels, wie wir ihn am ausgebildeten Tier kennen gelernt haben. An Fig. 8, Taf. 37 zeigt sich schon die beginnende Zerfaserung.

Der *M. obliquus externus* ist bei dem Embryo No. 2, Taf. 38 der ganzen Ausdehnung nach gut entwickelt, kein einziger Schnitt der ganzen Serie, der die Fig. 7, Taf. 37 entstammt, zeigt eine Lücke in seinem Verlauf. Am distalen Ende, an der Verbindungsstelle mit dem *Rectus*, ist er am dicksten ausgebildet. Auf der linken Seite steht er noch dauernd in Konnex mit diesem auf der ganzen Länge der Wucherung. Auf der rechten Seite ist dies anfangs auch der Fall. Sobald aber die Anhäufung des Bindegewebes größere Dimensionen angenommen hat, lösen sich die beiden Muskeln voneinander und ragen nun mit freien Enden in das Bindegewebe hinein. Hat sich das untere Ende des *Obliquus* erst einmal gelöst, so wird er durch den inneren Druck bald ganz an das Integument, d. h. an das dorsale Blatt der Flughaut, herangedrängt, wo er seine Lage auch am ausgewachsenen Tier beibehält. Der *Obliquus externus* hält den auf ihn einwirkenden Kräften bedeutend länger als der *Intercostalis externus* stand. Noch auf dem ganzen Embryo 4, dem der Querschnitt Fig. 8, Taf. 37 entnommen ist, bewahrt er den Zusammenhang seiner Fasern. Nur am dorsalen Ende zeigt sich, wenn ich die Schnittserie durchmustere, in den Zwischenrippenräumen hin und wieder eine Lücke in seinem Gefüge. In der Fig. 8, Taf. 37 habe ich den Muskel in continuo gezeichnet, um seine Lage und Ausdehnung zu zeigen. Wie man sieht, ist er an seinem ventralen Ende etwas einwärts eingeschlagen. Es scheint sich also das Wachstum der Flughaut nicht auf ein bloßes Spitzenwachstum zu beschränken, sondern auch höher liegende Teile in Mitleidenschaft zu ziehen, so daß der dem Integument anliegende Muskel gewissermaßen von seiner Spitze her aufgerollt wird. Im weiteren Verlauf der Entwicklung geht diese Muskelschleife zurück.

Bei wenig älteren Embryonen schwindet das Bindegewebe in der Flughautfalte sehr bald fast völlig, und die Schnittbilder werden

durch Auftreten zahlreicher Falten und die enge Übereinanderlagerung der Muskeln und der beiden Hautlamellen sehr unübersichtlich. Die Flughautanlage wächst so rasch in die Breite und Länge, daß der *Obliquus externus* dasselbe Schicksal erleidet wie der *Intercostalis externus*, er splittert sich völlig in seine Fasern auf, so daß man auf Schnitten nur noch die Querschnitte einzelner Faserbündel zu Gesicht bekommt.

Die anderen Muskeln verändern sich gar nicht im Verlauf der Entwicklung. *Obliquus internus* und *Transversus* sind auf allen Schnitten als gut getrennte Lagen sichtbar.

## V. Physiologischer Teil.

### 1. Kritik der Theorien des Drachenfluges.

In der Einleitung habe ich schon die verschiedenen Ansichten, die über die Art des Drachenfluges in der Literatur bestehen, mit den Worten ihrer Vertreter wiedergegeben. Die älteren Autoren, darunter TIEDEMANN(25) und sogar noch WALLACE(28) sprechen von einem „flatternden“ Flug des Drachen. TIEDEMANN vergleicht ausdrücklich die Drachen in dieser Beziehung mit den fliegenden Eichhörnchen, den Fledermäusen und den fliegenden Fischen, und es geht aus dieser Nebeneinanderstellung hervor, daß nach seiner Überzeugung der Flug durch aktive Bewegung der Flughäute geschehen soll. „Die Drachen fliegen, indem sie mit merklichem Geräusch die Flügel schwingen.“ TIEDEMANN beschreibt weiterhin die Muskeln, die die Flugbewegungen ausführen sollen. Die *Mm. retrahentes costarum* sollen als Senker, die *Mm. ileo-costales* als Heber der Flügel dienen. Aus den oben gegebenen Lagebeschreibungen dieser Muskel geht ohne weiteres hervor, daß sie die ihnen von TIEDEMANN zugedachte Funktion nicht haben können, die ersteren vermögen die Flügel nicht nach abwärts, die letzteren sie nicht nach aufwärts zu führen. Abgesehen von der zu geringen Mächtigkeit sind die Insertionsverhältnisse namentlich der als Senker angesprochenen Muskeln viel zu ungünstig, um den Körper durch Flatterbewegungen in der Luft tragen zu können. Dieselben Bedenken, die MÖBIUS(16) gegen den „Flutterflug“ der fliegenden Fische ins Feld geführt hat, gelten *mutatis mutandis* auch für den Flugdrachen. Wenn wirklich Vibrationsbewegungen der Flughäute beobachtet sein sollten, so sind sie wohl zurückzuführen auf die sich in den gewölbten Segelflächen

mit den als Leisten nach unten vorspringenden Rippen fangende Luft, in der gleichen Weise, wie MÖBIUS das Schwirren der Flossenflügel beim Schwalbenfisch, *Exocoetus volitans*, zu erklären versucht hat. So deute ich mir auch den Ausdruck „flattern“, den WALLACE zur Bezeichnung des Drachenfluges gebraucht hat.

Eine eingehendere Würdigung verdient die von DENINGER (5) zuerst ausgesprochene Ansicht, daß die Drachen ihren Körper aufblasen könnten und ihren Flug gewissermaßen „wie ein Luftschiff halbstarren Systems“ ausführen. Er bildet zwei schematische Querschnitte ab, die die Körperform des Drachen im Fluge nach der

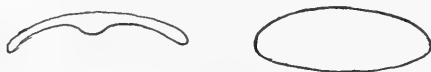


Fig. C.

„bisherigen“ Ansicht und nach seinen Beobachtungen einander gegenüberstellen (Textfig. C). ABEL (1) hat, wie ich schon früher sagte, auf dieser Behauptung seine Theorie des Fallballonfluges von *Draco* aufgebaut. Als Stütze hierfür führt er Versuche an, die er zusammen mit SIEBENROCK an zwei Alkoholpräparaten von *Draco lineatus* ausgeführt hat. Es gelang in beiden Fällen, die Körperhaut ballonartig aufzublasen, wobei sich herausstellte, „daß die Bauchhaut so locker ist, daß nach vollständiger Aufblasung die Ventralfläche fast halbkugelförmig gewölbt erscheint. Die Luft wird offenbar von Seitenästen der Trachea aus eingeführt. Die Rippen dienen als Spreizen des Ballons“.

Auch mir ist es an einem unverletzten Tier gelungen, den Versuch ABEL's nachzumachen, indem ich einen Schlauch über den Kopf des Tieres zog und Luft hineinblies. Das Bild, das sich bot, war das gleiche, wie das von ABEL (1) p. 311 wiedergegebene. Es zeigte sich indessen bei näherer Untersuchung, daß — was ich schon vermittels des Gehörs wahrgenommen hatte — sowohl die Lungen wie auch die dünnen Bauchwände durch das Aufblasen geplatzt waren, so daß allerdings die Luft dann leicht unter das lockere Bindegewebe der Haut dringen und diese auftreiben konnte. Auf gleiche Weise wird wohl das ABEL'sche Experiment zu erklären sein.

Ich habe mich der Mühe unterzogen, die von ABEL präsumierten Wege für den Luftzutritt zu finden und deshalb den Bau der Lunge, die ich in Fig. 9, Taf. 37 im Bilde wiedergebe, genau untersucht. Es wäre die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen

gewesen, daß Luftsäcke, wie sie die Lunge von *Chamaeleo* besitzt, in die Flughaut eindringen und diese mit Luft füllen. Es ergab sich aber auch nicht die kleinste Aussackung ähnlicher Art in ihrem Gefüge, noch irgendeine Ungleichheit im geraden Verlauf der Trachea. Die Lungen sind bei *Draco* zwei sich nach hinten verjüngende, geschlossene Säcke, — der rechte meist etwas kürzer und dicker — die an Länge etwas mehr als die Hälfte der Leibeshöhle einnehmen. Die Wandung ist namentlich in der oberen Partie innen mit netzartigem Balkenwerk ausgestattet und bietet das typische Bild einer einfachen Saurierlunge. Äußerlich betrachtet, erweisen sich die Maschen des Gefäßnetzes oben enger als in den distalen Enden. Oberhalb des Eintrittes der Bronchien besitzt die Lunge jederseits einen kurzen, kegelartigen Aufsatz von der gleichen Struktur wie der Hauptteil. Zur Kontrolle habe ich die Lungen 14 Tage und länger in aufgeblasenem Zustande in Alkohol aufbewahrt, am Ende der Zeit waren sie noch genau so prall gefüllt wie vorher. Auch bei einer sorgfältigen Durchmusterung von mehreren Embryonen auf Schnittserien zeigte sich keine Andeutung irgendwelcher Kommunikation zwischen Lunge und Flughaut, sowenig wie irgendein präformiertes Lumen in der letzteren.

Wenn man einen Drachen in der angegebenen Weise aufbläst, so löst sich überall auf der Bauchseite die Haut von der Muskulatur. Bei allen normalen konservierten Tieren, die man noch nicht dieser Prozedur unterworfen hat, ist aber das Integument überall durch Bindegewebe in Verbindung mit der Muskulatur des Bauches und der Flughaut. Es ist also ein ganz einfacher, logischer Schluß, daß diese Tiere niemals im Leben in der genannten Weise aufgeblasen gewesen sein können.

Ein solcher Zustand des Aufgeblasenseins würde für das Tier zudem gar keinen praktischen Wert haben. Die Behauptung DENINGER'S und ABEL'S, daß Landtiere durch Aufnahme größerer Luftmengen in ihren Körper ihr spezifisches Gewicht sehr bedeutend verringern könnten, ist mit Beziehung auf Vögel und Insecten schon so oft widerlegt worden, daß ich nicht näher darauf einzugehen brauche. Man möge außerdem noch in Betracht ziehen, daß Segelflächen und Ballongestalt zwei einander im Prinzip widersprechende Einrichtungen sind. Segelflächen sollen dem möglichst reibungslosen Gleitflug dienen, Ballongestalt zur Vergrößerung des Luftwiderstandes und — bei geeigneter Gasfüllung — der Erhöhung

des Auftriebs. Eine Vereinigung beider Einrichtungen müßte widersinnig erscheinen.

DENINGER weist weiter hin auf eine Abbildung von *Draco* in „BREHM's Tierleben“, auf der sich der Eingeweideteil des Körpers besonders abheben soll, und postuliert irgendeinen eigentümlich gebildeten Mechanismus — wohl eben die Fähigkeit des Aufblasens —, der die Bauchhaut straff gegen die Eingeweide spannen soll. Offenbar beruht nun diese Auseinandersetzung auf einer falschen Deutung des genannten Bildes im BREHM (3). Man wird vergeblich nach dem vorquellenden Eingeweideteil suchen, der nichts weiter ist als die auf der einen Seite herunterhängende Flughaut. In der neuesten Auflage ist diese schlechte Abbildung durch einen neuen, schönen Buntdruck ersetzt.

Es bliebe schließlich noch die Frage zu erörtern, ob ein ballonartiges Aufblasen dem Tiere überhaupt irgendwelchen biologischen Nutzen bringen könnte oder ob nicht vielmehr die Geschwindigkeit der Fortbewegung dadurch gehindert würde. Der Vorteil der „fliegenden“ Bewegungsart besteht in der Hauptsache in zwei Möglichkeiten, einerseits sich rascher vor Feinden zu retten, andererseits sicherer und besser seine Beute — Insecten — zu erhaschen. Man stelle sich nun vor, das Tier würde von einem Feinde verfolgt und wollte sich durch einen Sprung retten. Dann müßte es sich zuerst aufblasen, wobei viel Zeit verloren geht, zweitens würde der großen Oberfläche des Ballons ein solcher Stirnwiderstand entgegenwirken, daß die Wirkung des Sprunges völlig aufgehoben würde. Das gleiche gilt für den Fall des Sprunges nach der Beute. Ehe sich der Drache aufgeblasen hat, ist das Insect auf und davon, abgesehen davon, daß ein zielsicheres Zupacken in dem aufgeblähten Zustande erschwert erscheinen muß. Es wäre zudem durchaus unverständlich, welchen Zweck die starken Muskeln, die zur 1. Flugrippe gehen, der *M. intercostalis externus* und die beiden ersten Zacken des *Obliquus externus*, haben sollten, wenn nicht den des Spannens der Flughaut. Durch das Aufblasen geschähe das aber schon selbsttätig, so daß den Rippen nur noch die Aufgabe bliebe, den Ballon zu stützen; die Muskeln müßten dann degeneriert sein.

Auch WERNER spricht in einem kürzlich im Zool. Anzeiger, Vol. 39, p. 523 veröffentlichten Artikel: „Über die Aufblähbarkeit des Körpers beim fliegenden Drachen (*Draco*) und des Hinterhauptlappen bei *Chamaeleo dilepis*“ ähnliche Ansichten aus; leider kam mir diese Publikation erst zur Kenntnis, als ich diese Arbeit schon



abgeschlossen hatte. Der Verf. kommt durch seine Untersuchungen über die angebliche Verbindung des Respirationssystems mit der Flughaut zu dem gleichen Ergebnis wie ich, auch seine Überlegungen in bezug auf den praktischen Wert des Ballonfluges für den Drachen sind im Prinzip die gleichen. WERNER'S Erkundigungen bei einer größeren Anzahl von erfahrenen Reptilienpflegern, die *Draco* in seiner Heimat zu beobachten Gelegenheit hatten, führten alle zu demselben Ergebnis, daß keiner dieser Herren jemals eine Aufblähung des Körpers oder der Flughaut des Drachens beim Fluge bemerkt habe.

Nach allem bleibt als einzige Möglichkeit für den Flug des Drachen nur der Gleitflug in der Form, wie ihn die „fliegenden“ Eichhörnchen, Beutler u. a. ausüben. Der Fallschirm dient bei allen diesen Baumtieren nur zur Verlängerung der Sprünge. Ausgespannt und in der Lage gehalten wird die Flughaut bei *Draco* von den ersten beiden Zacken des *M. obliquus externus* und dem breiten Bauch des *Intercostalis externus*, der an der ersten lange Rippe ansetzt. Die übrigen Partien dieser beiden Muskeln besitzen wohl nur noch untergeordnete Bedeutung, wie ihre fast völlige Reduktion beweist; die *Intercostales* mögen vielleicht, wie auch der *Quadratus lumborum*, die *M. retrahentes costarum* beim Zusammenfallen der Flughaut unterstützen.

## 2. Flugmechanisches.

Von der Verdickung des vorderen Flughautrandes, die durch die Anhäufung von Muskulatur an dieser Stelle hervorgerufen wird, habe ich schon früher gesprochen. Diese Einrichtung bezweckt das gleiche wie die Verdickung des Insectenflügels durch die vordere Randader und die des Vogelflügels durch das Armskelet: der nachgiebige Hinterrand des Flügels wird durch den Luftwiderstand schräg nach oben gepreßt, und der Flug des Tieres erhält dadurch eine nach aufwärts und vorn gerichtete Komponente. Die Flughaut ist nach unten konkav wie eine Aeroplanfläche gebaut, der nach unten vorgreifende Vorder- und Seitenrand wirkt dabei als Schranke zur Erhöhung der Tragfähigkeit ebenso wie der Daumenfittich, von AHLBORN bezeichnender Schrankenfittich genannt, bei den Vögeln. Man hat experimentell festgestellt, daß durch eine solche Vorrichtung die Tragkraft einer planen Segelfläche um das  $1\frac{1}{2}$ -fache gesteigert wird.

PÜTTER (19) hat die Fluggeschwindigkeit berechnet, die sich der Flugdrache durch den Absprung erteilen muß, um seinen Körper

in der Schweben zu erhalten. Er rechnet, daß 1 qm Fläche bei 1 m Sek.-Geschwindigkeit 60 g zu tragen vermag und daß die Tragfähigkeit mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zunimmt. Da nun unser Tier ca. 5 g — nach OWEN (17) 110 grains = 6,6 g — wiegt und etwa 20 qcm Segelfläche — nach OWEN 5 Quadratinches = 31 qcm, nach meiner Messung 13—15 qcm — hat, d. h. auf 1 qcm etwa 2,5 kg Belastung entfallen würden, so müßte der Drache, um dieses Gewicht schwebend zu erhalten, eine Fluggeschwindigkeit von 6,5 m-Sek. haben.

Über die durch äußere Gestalt und inneren Bau auf Erlangung größtmöglicher Biegefestigkeit abzielenden Rippen wurde schon im morphologischen Teil das Nötige gesagt, und ich verweise daher auf das betreffende Kapitel.

## VI. Bedeutung und Wirkungsweise der Kehlsäcke.

Die noch durchaus nicht geklärte Frage nach der Bedeutung der Hals- und Kehlsäcke bei den Reptilien ließ es wünschenswert erscheinen, die Untersuchungen auch auf dieses Gebiet auszudehnen, zumal da neuerdings diese Anhänge bei *Draco* auch mit dem Flugvermögen der Tiere in Beziehung gebracht worden sind.

TIEDEMANN (25) macht hierüber ausführliche Angaben: „Hinter der Zunge geht die Rachenhöhle in einen langen und weiten Kehlsack über, der in eine Spitze ausläuft. Dieser Sack hängt an dem Unterkiefer und an dem Hals herab. Er besteht aus der äußeren Haut, aus einer Muskelhaut und der Schleimhaut des Rachens. Er scheint durch die Kontraktion und Expansion der Muskelhaut willkürlich verengert und ausgedehnt zu werden.“ Dieser nach hinten in die Speiseröhre übergehende Sack soll den Backentaschen der Affen und dem Kropf der Vögel analog sein und zur Aufbewahrung der Nahrung dienen. Wenigstens fand TIEDEMANN stets Insecten darin. Beim Flug soll der Kehlsack mit Luft angefüllt und aufgeblasen werden. Das letztere will auch DENINGER (5) an den von ihm gefangenen Tieren beobachtet haben. Merkwürdigerweise ist er der Ansicht, daß die von der Kehle abhängende Hautfalte für den Gleitflug ein Hindernis darstellen könnte. ABEL (1) meint, daß die Hautlappen des Halses an der Steuerung des Fluges beteiligt seien. OWEN (15) sagt: „Die Wandung der Mundhöhle erweitert sich zu einem mächtigen Kehlsack; er wird aber nur mit Luft gefüllt und dient nicht als Nahrungsbehälter wie

bei höheren Wirbeltieren; gewöhnlich stehen diese zur Hervorbringung der Stimme in Beziehung.“ Nach HILZHEIMER (10) bleibt die Bedeutung der Kehlsäcke völlig unklar. „Sie werden bei *Anolis*, Iguaniden und Agamiden durch Spreizen der verlängerten Zungenbeinhörner aufgerichtet und wohl aufgeblasen wie die Kopflappen der Chamäleone.“ HENLE (8) spricht in seinen klassischen Untersuchungen über den Kehlkopf der Reptilien die Ansicht aus, daß bei allen mit Ausnahme der Chamäleone die Halssäcke nur vermittelst der Zungenbeinhörner gespreizt, aber nicht aufgeblasen werden können. Ihr Zweck sei, als Schreckmittel zu dienen.

Eine genaue anatomische Untersuchung ergab sehr bald die Unmöglichkeit der beiden erstgenannten Ansichten, daß der Kehlsack als Nahrungsreservoir dienen oder aufgeblasen werden könnte.

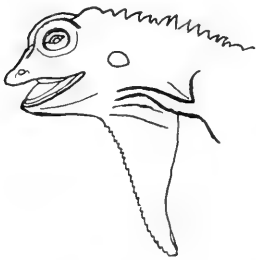


Fig. D.

Bei *Draco* sind die Halsanhänge in der Dreizahl vorhanden, ein unpaarer größerer befindet sich an der Kehle und zwei paarige, kleinere seitlich am Halse hinter dem Trommelfell. Die letzteren sind beim ♂ und beim ♀ gleich stark entwickelt, während der ventrale Sack des ♂ eine bedeutende Verlängerung gegenüber dem des ♀ aufweist. In der Textfig. D ist letzterer weit nach vorn gezogen, um seine Ausdehnung zu zeigen. In der Ruhe liegt er dem

Halse eng an, und die Haut ist in Falten gelegt, wie aus den Embryonenbildern 5 u. 7 auf Taf. 38 hervorgeht. Nach TIEDEMANN soll die Mündung des Kehlsacks, der eine Ausbuchtung der Rachenhöhle darstelle, hinter der Öffnung des Kehlkopfes liegen. Trägt man das Dach der Mundhöhle mit dem ganzen Schädel ab, so bietet sich ein Bild wie Fig. 10, Taf. 37. Am Kehlkopf bildet die Pharynxschleimhaut eine direkte Fortsetzung der Rachenschleimhaut und ist mit der Oberseite des Kehlkopfes fest verwachsen. Von einer besonderen Öffnung des Kehlsackes ist so wenig zu bemerken wie von einer Ausbuchtung überhaupt. In der ganzen Länge des Anfangsdarmes ist keine Unterbrechung des geraden Verlaufs zu sehen. Bei den von TIEDEMANN untersuchten Tieren wird irgendeine gewaltsame Erweiterung des Ösophagus stattgefunden haben, vielleicht infolge besonders massiger Anhäufung von Nahrungskörpern. Ich fand in zwei Fällen ebenfalls, daß außer dem Magen auch die ganze Speiseröhre sowie die Mundhöhle mit gefressenen noch völlig unver-

dauten Ameisen vollgestopft war, indessen konnte ich auch in diesen Fällen keine taschenartigen Einbuchtungen des Darmes feststellen. Die innere Auskleidung des Kehlsacks, die Muskelhaut TIEDEMANN's, stellt weiter nichts als die außerordentlich dünne Schicht des *M. mylohyoideus* dar, der den Hals nach unten hin abschließt, aber in keiner Weise als ein Teil des Kehlsackes aufzufassen ist.

Die Frage, ob der Kehlsack von dem Tiere selber aufgeblasen werden könne, scheint mir in verneinendem Sinne durch den Befund beantwortet zu sein, daß eine Kommunikation zwischen diesem Anhang und der Außenwelt ausgeschlossen ist. Von einer blasebalgähnlichen Einrichtung, wie sie TORNIER (26) für die Kopflappen der Chamäleoniden beschrieben hat, ist keine Andeutung vorhanden. Weder führt ein besonderer Luftkrahm vom Larynx her in die Säcke — was bereits HENLE (8) festgestellt hat —, noch wird der Luftzutritt durch die sich völlig frei in die Mundhöhle öffnenden Tubae Eustachii vermittelt. Vielmehr sind die Säcke durch die Schleimhaut des Vorderdarms vollkommen luftdicht von den anderen Körperhöhlen abgeschlossen. Bei einem der untersuchten Tiere schien allerdings durch eine Öffnung, die unter dem Kehlkopf lag und von diesem bedeckt wurde, eine freie Verbindung der beiden Höhlen geschaffen zu sein. Später aber stellte sich heraus, daß nur durch eine Verletzung diese Kommunikation hergestellt sein konnte, denn der Larynx ist sowohl durch das Ligamentum thyreo-hyoideum wie durch die Mundhöhlenschleimhaut absolut fest mit dem Zungengrund verbunden. Da ebenfalls eine besondere Muskulatur, die wie bei *Chamaeleo* den Kehlkopf an die Mündung der Tuba emporheben könnte, nicht vorhanden ist, so ist ein Aufblasen des Kehlsacks wie auch der lateralen Säcke ausgeschlossen. Daß bei dem früher erwähnten Versuch des Aufblasens der Flughaut die Luft auch in den Kehlsack gedrungen war und diesen mit aufgetrieben hatte, ist ohne weitere Bedeutung.

Das Aufrichten der Säcke, wie es von den Beobachtern beschrieben wird, kann also nur eine Folge von Muskelbewegungen sein, d. h. durch das Spreizen der Zungenbeinhörner geschehen, wie schon von manchen Forschern, z. B. HENLE und GEGENBAUR, vermutet wurde. HEINROTH hat jüngst in einer populären Zeitschrift einige Eidechsen des neuen Berliner Aquariums beschrieben und spricht dabei auch von dem Aufblasen der Kehlsäcke. Auf den zugehörigen Photographien sieht man, besonders bei einer Krageneidechse, aber sehr deutlich, daß die unter der Haut hervortretenden

Zungenbeinhörner allein die Ursache des Aufrichtens der Hautfalte sind.

Entfernt man bei *Draco* vorsichtig das Integument des Kopfes, so zeigt sich in der Tat, daß die Säcke von den Fortsätzen des Zungenbeins gestützt werden, die seitlichen Säcke von den hinteren längeren Zungenbeinhörnern — die vorderen erreichen bei *Draco* kaum  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge —, der Kehlsack von dem schon an der Basis gespaltenen hinteren Fortsatz des Zungenbeins. Beim ♀ ist dieser etwa von der Länge der hinteren Hörner oder noch kürzer, beim ♂ ungefähr doppelt so lang. Ein weiterer Unterschied der Geschlechter ist durch die Lage der einzelnen Teile des Zungenbeins gegeben. Während beim weiblichen Drachen Körper, hintere Fortsätze und Seitenhörner nahezu in einer Ebene liegen, sind beim männlichen Tier die hinteren Fortsätze um einen Winkel von etwa  $45^\circ$  aus dieser Ebene herausgedreht und nach unten gerichtet. Die Ursache hiervon ist die Stellung der seitlichen Hörner, die mit dem Körper des Zungenbeins den genannten Winkel in der Sagittalebene bilden, ihre horizontale Lage aber beibehalten haben, wodurch die anderen Teile des Zungenbeins, vor allem die langen hinteren Fortsätze, ihre abweichende Richtung erhalten.

Ein Blick auf die Abbildungen Fig. 11, 12 u. 13 auf Taf. 37, die die Muskulatur des Zungenbeinapparats darstellen, wird die Bewegungen der Kehlsäcke erläutern. Da der Mechanismus der seitlichen Säcke der einfachere ist, wenden wir uns zunächst zu diesen. Fig. 12 zeigt das Seitenhorn in der Ruhelage. Es ragt, wie man sieht, beträchtlich aus der umgebenden Muskulatur hervor und reicht bis in die Spitze der Hautfalte, mit der sie durch viel lockeres Bindegewebe verbunden ist, so daß beim Herausziehen des Hornes der Hautsack umgestülpt wird wie der Finger eines Handschuhs. Durch den *M. sphincter colli* (*sph.*), der teils an der Occipitalpartie des Schädels, teils an den Spinalfortsätzen der ersten Halswirbel seinen Ursprung hat, wird das Horn an den Hals angepreßt gehalten. Der Sphincter teilt sich, wie Fig. 12, Taf. 37 zeigt, in der Mitte, der vordere Teil legt sich über das Hinterhorn und an die Hinterkante des Mylohyoideus an, um mit diesem einen gemeinsamen Bauch zu bilden; der hintere Teil geht frei unter dem Horne hindurch. Alle Fasern vereinigen sich in der Medianen der Ventralseite mit den von der anderen Seite kommenden. In der Fig. 13, Taf. 37, die den Kopf von der Ventralseite darstellt, sind die obersten Schichten des Mylohyoideus und des Sphincter auf der einen Seite

entfernt, um die Muskeln freizulegen, die das Aufrichten der Hörner besorgen. Von einer starken Sehne, die parallel der Mandibel an 2 Punkten auf der dicken Haut des Kiefers befestigt ist, entspringt ein Muskel, der in 2 nebeneinander laufenden Portionen zur Spitze des hinteren Hornes zieht, wo er mit breiter Sehne inseriert. Er ist als Hauptseitwärtszieher des Zungenbeins tätig, und ich möchte ihn als den *M. ceratomandibularis* HOFFMANN ansprechen. Wegen der Befestigung an der Haut bin ich nicht sicher, ob er ihm entspricht, in der spärlichen Literatur finde ich darüber keine Angaben. Warum der Ursprungspunkt von den Mandibeln auf das Integument verrückt ist, läßt sich nicht sagen, da die Form des Zungenbeins dafür keinen Anhalt bietet und die Richtung der Zugkraft dadurch nur wenig verändert wird. Nach vorn zu treten noch einige Fasern des *M. genio-hyoideus* SANDERS mit dem Horn in Verbindung. Es ist aber zweifelhaft, ob sie auch an der Bewegung desselben beteiligt sind, weil ihre Ansatzstelle nahe der Symphyse des Unterkiefers und der Drehpunkt des Thyreo-hyale zu nahe beieinander liegen, sie daher nur an einem sehr kleinen Hebelarm wirken können. Möglicherweise sind die sämtlichen erwähnten Muskeln, die am hinteren Horn inserieren, in toto als *Genio-hyoideus* aufzufassen und nach den verschiedenen Ansatzpunkten die beiden Portionen des *medialis* und *lateralis* zu unterscheiden.

Ähnlich wie das Seitenhorn in der seitlichen Hautfalte, so steckt der hintere Zungenbeinanhang in dem Kehlsack. Hier ist es außer dem Sphincter colli der *M. mylohyoideus* (*m. h.*), der die Einhaltung der Ruhestellung besorgt. In der Fig. 11, Taf. 37 ist der Ösophagus samt Kehlkopf und Luftröhre weggenommen und die Muskulatur etwas nach der Seite auseinandergezogen, so daß man in den Kehlsack von oben hineinsieht. In der Medianlinie erblickt man die für gewöhnlich eng nebeneinander liegenden Fortsätze der Copula, die hier bei dem ♀ den hinteren Hörnern an Länge ungefähr gleichen. Darunter sind die von ihrem Ursprung losgelösten und ausgebreiteten Sphincter colli und *Mylohyoideus* sichtbar. Der Seitwärtszieher der Fortsätze ist der *M. omo-hyoideus* (*o. h.*) Clavicula und Scapula dienen seinem Ursprung; er inseriert mit schräg nach der Mitte und vorn gerichteten Fasern an der Innenseite der Anhänge kurz hinter ihrer Basis. Eine Kontraktion dieses Muskels muß ein Spreizen der Fortsätze und damit eine Aufweitung des sonst flach anliegenden Kehlsackes, an dessen Vorderkante sie liegen, zur Folge haben. Für die Aufrichtung der Säcke tätig ist

ein kleiner, vom Genio-hyoideus etwas nach der Spitze zu abgegliederter Muskel, die sich unterhalb des Omo-hyoideus in ziemlich langem Ansatz beiderseits an den Fortsätzen anheftet und diese nach unten bewegt. Ihre Insertion ist in Fig. 11 mit † bezeichnet.

Bei *Calotes jubatus*, den ich zum Vergleich untersuchte, finden sich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Draco*. Die seitlichen Zungenbeinhörner ragen weniger weit hervor und sind äußerlich nur als seichte Hervorwölbung der Haut hinter dem Trommelfell wahrnehmbar. Die ventralen Fortsätze streben als ein halbkreisförmig gebogener Kiel unter der Kehle hervor, sie umrahmen von unten ein vertikales, durchsichtiges, häutiges Septum, das die Kehlfalte in eine rechte und linke Hälfte sondert. Der Mylo-hyoideus bildet eine einheitliche Schicht, die ihren Ansatz an der ganzen ventralen Kante der Mandibeln bis zum distalen Ende der langen Hörner hat; die Fasern beider Hälften laufen ohne Unterbrechung ineinander über. Der Sphincter colli hat denselben Ursprung wie bei *Draco*, ist aber am Nacken durch Verwachsung mit dem Integument teilweise zum Hautmuskel geworden und bildet einen einheitlichen Bauch. Er umschließt das distale Ende der hinteren Fortsätze. Da diese schon in der Ruhelage sehr weit nach unten vorgewölbt sind und die Hautfalte nicht weiter ausgedehnt werden kann, ist eine weitere Aufrichtung nicht mehr möglich. Die Abflachung besorgen die beiden genannten Muskeln mit Unterstützung des Omohyoideus, der wie bei *Draco* an der Basis der hinteren Fortsätze inseriert. Diese Anordnung der Zungenbeinmuskulatur ähnelt in den Hauptzügen den Verhältnissen bei *Draco* sehr. Bei *Calotes* sind es aber die stark verlängerten vorderen Hörner, die die Seitenwammen stützen. Indessen ist ihre Prominenz so gering, daß ihre Bewegung unter dem Integument kaum wahrgenommen werden dürfte. Aus den bei *Draco* angeführten Gründen kann auch hier von einem Aufblasen der Halsanhänge nicht die Rede sein.

Nach allem scheint mir die Ansicht HENLE'S (8) die allein richtige zu sein, daß es bei allen den Sauriern, denen die Fähigkeit, ihre Kehlfalten aufzublasen, zugeschrieben wird, allein die Bewegung der Zungenbeinfortsätze ist, die diesen Eindruck hervorruft. Nur *Chamaeleo* macht, soweit bisher bekannt ist, hiervon eine Ausnahme. Im übrigen ist der Halsschmuck bei *Draco* wohl nur als sekundäres Geschlechtsmerkmal ohne eigentümliche Funktion zu deuten.

## VII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Zwei halbkreisförmige seitliche Hautfalten sind bei *Draco volans* durch Unterstützung von je 6 stark verlängerten Costae dorsales spuriae zu einem zusammenlegbaren Fallschirm umgewandelt.

2. Die Processus transversi dieser 6 Wirbel sind stark verlängert und bilden mit den langen Flugrippen ein sehr freies Kugelgelenk, dessen Pfanne von dem verbreiterten Rippenende geliefert wird. Die knorpeligen Enden der langen und hohlen Rippen sind jederseits miteinander verwachsen.

3. Die seitliche Rumpfmuskulatur von *Draco* setzt sich in der Brustregion aus 3, in der Bauchregion aus 4 Schichten zusammen. Die Schichten der Brustregion sind M. intercostalis externus und internus und Transversus, die der Bauchregion M. obliquus externus, Intercostalis externus, Obliquus internus und Transversus.

4. Der M. obliquus externus entspringt mit langen Zacken von 8 Rippen, an der 2. Dorsalrippe beginnend. Er bildet keine kontinuierliche Schicht, sondern ist mit Ausnahme der zu den beiden ersten Zacken gehörigen Portionen in lauter feine Bündelchen zerspalten, die sich am Rande der Flughaut vereinigen und im Unterhautbindegewebe in ihrem caudalen Teil enden.

Der M. intercostalis der Flugrippen ist ebenfalls nur in wenigen dünnen Bündeln vorhanden. Nur von der letzten wahren Rippe verläuft zur ersten Flugrippe ein starkes Segment.

Der M. obliquus internus überzieht wie der M. transversus in ununterbrochener, unsegmentierter Schicht die Bauchwand. Beide entspringen in Zacken von dem Vertebralteil der Rippen und vereinigen sich ventral in einer gemeinschaftlichen Aponeurose. Ersterer überstreicht 10 Segmente, mit der 2. Costa dors. spuria, letzterer 14 Segmente, mit der 1. Dorsalrippe anfangend.

Der M. retrahens costarum entspringt an den Seitenteilen von 9 Wirbeln und erstreckt sich vom 2. Dorsal- bis zum 1. Dorsolumbalwirbel. Jedes Segment ist in 2 Portionen geteilt, die vordere inseriert an der Rippe der vorhergehenden, die hintere Portion an der des eigenen Segments.

5. Die Innervation der Rumpfmuskeln besorgen die ventralen Äste der Spinalnerven. Der Hauptast gabelt sich in einen oberen Zweig, der in die Flughaut eindringt und den Obliquus externus und den Intercostalis externus innerviert, und in einen unteren



Zweig, der, zwischen Transversus und Obliquus internus verlaufend, diese beiden samt dem Rectus mit Nerven versorgt.

6. Entwicklungsgeschichtlich ist nachgewiesen, daß die Flughautbildung, nachdem schon die Rippen in bedeutender Länge vorhanden sind, von einer mächtigen Bindegewebswucherung, die besonders zwischen *M. obliquus internus* und Rippen einsetzt, ihren Anstoß erhält. Die Muskulatur ist vorher völlig ausgebildet, bemerkenswerterweise bilden *Intercostalis externus* und *Obliquus externus* anfangs noch ein einheitliches Stratum. Erst allmählich zerfallen diese Schichten in einzelne Faserbündel, zuerst der *Intercostalmuskel*. Der Zerfall des *Obliquus* wird eingeleitet durch seine Loslösung vom *Rectus*, mit dem er ursprünglich der ganzen Länge nach verbunden war.

Äußerlich ist die Flughautanlage als einfacher Wulst kenntlich, der sich von der Grenze des *M. latissimus dorsi* nach hinten bis zur Basis der Extremität hinzieht. Zuerst ungegliedert, lassen sich später die einzelnen Segmente der Rippen auch äußerlich erkennen. Mit dem stärkeren Wachstum des Flughautrandes kann die Basis nicht gleichen Schritt halten; es bildet sich daher eine große Längsfaltung aus, so daß die Flughaut nach hinten zu doppelt liegt.

7. Von einem Flatterflug kann nach Mächtigkeit und Anordnung der Muskulatur keine Rede sein. Die beiden ersten Zacken des *M. obliquus externus* und das erste Segment des *Intercostalis externus* der langen Rippen besorgen das Spreizen der 1. Flugrippe, wodurch die übrigen mitgezogen werden. Der *M. retrahens costarum* vollzieht das Zusammenlegen des Fallschirmes, worin es von einem selbsttätig funktionierenden, elastischen Bändchen, das das Rippengelenk auf der Unterseite überzieht, unterstützt wird.

Der „Fallballonflug“ ABEL's ist aus biologischen Gründen unwahrscheinlich, aus anatomischen Gründen unmöglich. Es ist zwischen Respirationsorgan und Flughaut keine Kommunikation vorhanden, und die Flughaut besitzt kein präformiertes Lumen. Die Lungen weisen keinerlei Fortsätze nach Art der Chamäleonslunge auf.

Der Flug der Drachen ist einfacher Gleitflug nach Art der fliegenden Eichhörnchen und Beutler.

8. Die Halssäcke können nicht aufgeblasen werden und stehen in keiner Beziehung zum Flug. Sie vermögen sich aufzurichten durch Bewegung der in ihnen verlaufenden Anhänge des Zungenbeins, die seitlichen Wammen durch die hinteren Hörner, der Kehlsack durch die hinteren Fortsätze. Ursache der Bewegung sind für

die Seitensäcke der *M. sphincter colli* und der *M. genio-hyoidens*, für den ventralen Sack der *M. omo-hyoidens* und eine abgespaltene Portion des *M. genio-hyoidens*.

Bei *Calotes* liegen die Verhältnisse ähnlich. Es ist anzunehmen, daß mit Ausnahme der Chamäleoniden keinem Saurier die Fähigkeit zukommt, die Kopflappen aufzublasen.

### VIII. Nachtrag.

Nach Fertigstellung meiner Arbeit kamen mir einige biologische Beobachtungen zur Kenntnis, die meine durch anatomische Untersuchung gewonnene Ansicht vom Fluge der Drachen bestätigen. Herr Prof. Dr. FITTING in Bonn teilt mir mit, daß er während eines Aufenthalts in Java oft Drachen im Fluge habe beobachten können und sie auch vom erhöhten Standpunkt aus selber habe abfliegen lassen. Von einem Aufblasen der Flughaut und des Körpers habe er nie etwas bemerkt, der Drachenflug sei ein reiner Gleitflug.

Herr Prof. FITTING überließ mir ferner eine Schrift (31), in der SIEDLECKI seine javanischen Erlebnisse schildert. Dieser hebt eine charakteristische Kampfstellung hervor, die die Drachen, wenn man sie reizt und sie sich durch einen Sprung nicht mehr retten können, einnehmen. Sie wenden dabei dem Angreifer ihren aufgesperrten Rachen zu, strecken den Kopf weit vor, spannen den lebhaft gefärbten Kehlsack auf und entfalten die Flughaut, wobei die herrlichen Farben ihrer Unterseite zum Vorschein kommen. In dieser Stellung verharren sie längere Zeit unbeweglich. Auch in diesem Erregungszustand sind die Tierchen, wie seine Abbildung p. 176 zeigt, nicht aufgeblasen. Die schon von WALLACE beschriebene Fähigkeit der Richtungsänderung während des Fluges hat auch SIEDLECKI beobachtet; die Flughäute funktionieren dabei durch verschiedene Einstellung als Steuer: „Ich habe selbst gesehen, wie sie im Sprunge einer dicken Säule, die ihnen im Wege stand, durch einen Kurvenflug auszuweichen vermochten.“ Die größte von SIEDLECKI beobachtete Sprungweite beträgt ca. 8 m.

Nach demselben Autor (p. 164) sollen übrigens dem größeren *Draco fimbriatus* nur 5 Rippenpaare als Flughautstützen dienen, während *D. volans* deren stets 6 besitzt. Schließlich sei noch erwähnt, daß in derselben Schrift auf der anhängenden tab. 1, fig. 7 u. 14, 2 Embryonen von *Draco* abgebildet sind, die etwa meinen Embryonen 1 und 5 entsprechen. Die recht unscharfen Aufnahmen lassen aber keine Details erkennen.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle noch einmal allen den Herren meinen Dank abzustatten, die durch Rat und Tat meine Arbeit gefördert haben. In erster Linie gebührt mein Dank Herrn Prof. Dr. STRUBELL, der durch die bereitwillige Überlassung des kostbaren Materials das Zustandekommen der Arbeit ermöglichte und mir durch seine reichen literarischen und embryologischen Kenntnisse besonders wertvolle Unterstützung bot. Dem leider so früh verstorbenen Herrn Geheimrat LUDWIG bin ich zu großem Dank verpflichtet für das stete Interesse und Wohlwollen, mit dem er die Fortschritte meiner Arbeit verfolgte, sowie für Überlassung von Institutsmaterial, ebenso Herrn Prof. Dr. VOIGT und den anderen Herren Dozenten des Instituts für manche tatkräftige Hilfe, die meiner Arbeit zugute gekommen ist.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. 1912. ABEL, O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere (p. 303, 310—312), Stuttgart 1912.
2. 1908. BRANCA, H. W., Fossile Flugtiere und Erwerb des Flugvermögens, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, Jg. 1908, phys.-math. Kl., p. 1—49.
3. 1878. BREHM's Tierleben, 2. Aufl., Vol. 3, 1. Teil, p. 202—205.
4. 1913. —, 4. Aufl., Vol. 4, 2. Teil, p. 37 (bearb. von FR. WERNER).
5. 1910. DENINGER, K., Über das Fliegen der fliegenden Eidechsen, in: Naturw. Wochenschr., Vol. 9, p. 20—21.
6. 1901. DÖDERLEIN, L., Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Syst., p. 49—60.
7. 1882. GADOW, H., Untersuchungen über die Bauchmuskulatur der Eidechsen, Krokodile und Schildkröten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 7, p. 57—100.
8. 1906. HERTWIG, O., Handb. d. vergl. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 1, Abt. 2, p. 75—96.
9. 1839. HENLE, J., Vergl.-anat. Beschreibung des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung des Kehlkopfes der Reptilien, Leipzig 1839.
10. 1912. HILZHEIMER, Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Vol. 1, p. 318—322, 347.
11. 1890. HOFFMANN, C. K., Eidechsen und Wasserechsen, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 6, Abt. 3, Buch 2.
12. 1896. MAURER, F., Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 1, p. 182—257.
13. 1898, —, Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 27, p. 1—60.
14. 1824. MECKEL, J. F., System der vergl. Anatomie, Vol. 2, Abt. 1 (Knochen), p. 427 ff., Halle 1824, Vol. 3 (Muskeln), p. 144—157, 170—174, 193—199, 1828.
15. 1867. MIVART, ST. G., Notes on the myology of *Iguana tuberculata*, in: Proc. zool. Soc. London, 1867, p. 766—797.
16. 1878. MÖBIUS, K., Die Bewegung der fliegenden Fische durch die Luft, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 30.
17. 1866. OWEN, R., On the anatomy of Vertebrates, Vol. 1, Fishes and Reptiles, p. 58—59, 264—265, London 1866.

18. 1904. PETER, K., Die Entwicklung der Zauneidechse, Heft 4 von : KEIBEL's Normentafeln zur Entwicklungsgesch. d. Wirbelt., Jena 1904.
19. 1909. PÜTTER, A., Die Entwicklung des Tierfluges, in: Denkschrift der 1. internat. Luftschiffahrtssausst. Frankfurt a. M., 1909, Vol. 1, p. 151—164.
20. 1868. RÜDINGER, Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel (gekr. Preisschr.), in: Naturk. Verh. Holl. Maatsch. Wetensch., Vol. 25, p. 7, 14 etc.
21. 1897. RUGE, G., Über das periphere Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 3, p. 193—348.
22. 1872. SANDERS, A., Notes on the myology of *Liolepis Belli*, in: Proc. zool. Soc. London, 1872, p. 154—183.
23. 1879. SCHNEIDER, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgesch. d. Wirbelthiere, in: Myologie der Saurier, p. 127—133, Berlin.
24. 1895. SIEBENROCK, F., Das Skelett der Agamiden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 104, Abt. 1, No. 4.
25. 1811. TIEDEMANN, F., Anatomie und Naturgeschichte des Drachens, Nürnberg 1811.
26. 1905. TORNIER, G., Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleon, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 1—48.
27. 1902. VOELTZKOW, A., Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocod. madagasc.*, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 26, p. 1—150.
28. 1879. WALLACE, A. R., Die Tropenwelt (übers. von BRAUNS), p. 117, Braunschweig.
29. 1887. WALTHER, F., Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei den einheimischen Reptilien und Amphibien, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 21, p. 1—45.
30. 1912. WERNER, F., Über die Aufblähbarkeit des Körpers beim fliegenden Drachen (*Draco*) und der Hinterhauptslappen bei *Chamaeleo dilepis*, in: Zool. Anz., Vol. 39, p. 523—529.
31. 1886. WIEDERSHEIM, R., Das Respirationssystem der Chamaeleoniden, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., Vol. 1, p. 57—72.
32. 1913. SIEDLECKI, M., Jawa, Przyroda i Sztuka, Uwagi z Podrozy (Java, Natur und Kunst, Reisebetrachtungen), p. 162, 164, 176, 177, Warschau, Krakau 1913.

# Erklärung der Abbildungen.

## Muskeln:

*c. m* Musculus cerato-mandibularis  
*cu* M. cucullaris  
*d* M. digastricus  
*e. h* M. episterno-hyoideus  
*e. m.* M. episterno-cleido-mastoideus  
*e. p* M. pterygoideus externus  
*g. h* M. genio-hyoideus  
† abgespaltene Portion dess.  
*i. c* M. ileo-costalis  
\* abgesonderte Halsportion dess.  
*int. e* M. intercostalis externus  
*int. i* M. intercostalis internus  
*ins* inscriptiones tendineae m. recti  
*l. d* M. latissimus dorsi  
*m. h* M. mylo-hyoideus  
*o. e* M. obliquus externus  
*o. i* M. obliquus internus

*o. h* M. omohyoideus  
*p* M. pectoralis maior  
*q. l* M. quadratus lumborum  
*r* M. rectus abdominis  
*r. c* M. retrahens costarum  
*sph* M. sphincter colli  
*thss* M. thoraci-scapularis superficialis  
*tr* M. transversus

## Andere Organe.

*clav* Clavicula  
*l* Larynx  
*oes* Ösophagus  
*p. p* Processus lateralis pelvis (prae-pubis)  
*scap* Scapula  
*s. p* Symphysis ossium pubis

## Tafel 37 (*Draco volans*).

Fig. 1. Die 6 Vertebrae dors. und die 2 folgenden V. dorsolumbales. 2:1. Daneben ein Vert. dors. v. d. Seite etwas stärker vergr.

Fig. 2. Die verwachsenen Knorpelenden der 5 ersten Flugrippen. 3:1.

Fig. 3. Muskulatur nach Entfernung der Haut und des M. obliquus ext. 2:1.

Fig. 4. Vordere Rumpfmuskulatur mit den Ansatzstellen des M. obl. ext. nach Entf. des M. lat. dorsi und des M. cucullaris. 2:1.

Fig. 5. Ventrale Muskeln nach Entfernung der Bauchhaut. Der rechte Flügel ist ausgespannt, daher die Lage seiner Nerven und Muskeln etwas verzerrt gegenüb. d. nat. Verhältnissen. Die Flugrippen sind abgeschnitten u. ausgelöst. 3:2.

Fig. 6. Innenansicht der Rücken- u. Bauchmuskeln nach Entfernung der Eingeweide und des Peritoneums. 2:1.

Fig. 7. Querschnitt durch einen Embryo (Fig. 2, Taf. 38) eben unterhalb der Lungenspitze. ca. 40:1.

Fig. 8. Querschn. d. e. Embryo (Fig. 4, Taf. 38) durch die Spitze der Lunge. ca. 45:1.

Fig. 7 u. 8 sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapp. hergestellt.

Fig. 9. Lunge in aufgeblasenem Zustande v. d. Ventralen. 3:2.

Fig. 10. Aufsicht auf Zunge u. Larynx nach Abtragung des Mundhöhlendaches. 1:1. ♀.

Fig. 11. Dasselbe Präp. nach Entfernung von Ösophagus und Trachea. Die Muskulatur ist n. d. Seite etwas auseinander gezogen. 1:1.

Fig. 12. Oberflächl. Muskulatur d. recht. hint. Zungenbeinhorns. 1:1.

Fig. 13. Kopf v. d. Ventralseite, links die oberste Muskelsch. entfernt. 1:1.

#### Tafel 38 (*Draco volans*).

Fig. 1—12 stellen eine aufsteigende Entwicklungsreihe der Embryonen dar zur Veranschaulichung des Wachstums der Flughaut. Fig. 1—8 ca. 5:1. Fig. 9—12 ca. 3:1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien am Integument der Reptilien.

## VI. Über die Knochenschuppen der Crocodile.

Von

Dr. W. J. Schmidt,

Privatdozent in Bonn (Zool. Institut).

Mit Tafel 39 und 11 Abbildungen im Text.

### Einleitung.

Die folgenden, schon seit längerer Zeit gemachten Beobachtungen über Hautverknöcherungen bei Crocodilen waren ursprünglich als Teil einer das ganze Integument dieser Reptilien berücksichtigenden Abhandlung gedacht. Aus Mangel an Material muß ich diese umfassende Darstellung einstweilen aufschieben. — Unter Hautverknöcherungen verstehe ich hier nur die mit den Hornschildern korrespondierenden Knochenschuppen und sehe von den Gastralstäben (Bauchrippen) ab, die den Hautossifikationen in weiterem Sinne einzurechnen wären. —

Nach HUXLEY (1860, p. 20 u. f.) kann sowohl nur die Rückenhaut der Crocodile verknöchern [so bei *Alligator mississippiensis* DAUD., *Crocodilus vulgaris* (= *niloticus* LAUR.<sup>1</sup>), *C. biporcatus* (= *porosus* SCHN.), *C. americanus* LENZ, *C. rhombifer* CUV., *C. bombifrons* (= *palustris* LESS.), *Mecistops* (= *Crocodilus*) *cataphractus* CUV., *Gavialis gangeticus*

---

1) Wo HUXLEY's Nomenklatur von der bei G. A. BOULENGER (1889) angewandten abweicht, ist die letzte in Klammern beigegeben.



G.M.] oder auch außerdem die Bauchhaut [bei *Jacare fissipes* (= *Caiman niger* SPIX?), *Jacare nigra* (= *Caiman niger* SPIX), *Caiman trigonatus* SCHN., *Caiman palpebrosus* CUV.]. Dabei berühren sich die seitlichen Kanten der Hautschilder (abgesehen von den beiden longitudinalen Medianreihen) kaum jemals in einer Naht, und die aufeinanderfolgenden Querreihen decken sich nicht dachziegelig [bei *Alligator mississippiensis*, *Crocodilus*, *Mecistops*, *Rhynchosuchus* (= *Tomistoma*), *Gavialis*], oder aber die Seitenkanten aller Schilder (der dorsalen und ventralen) sind durch gezackte Nähte vereint, und die Schilder überragen sich derart, daß die glatte Unterseite der deckenden Schuppe die am proximalen Rand mit einer glatten Facette versehene Oberseite der gedeckten Schuppe überlagert (bei *Caiman* und *Jacare*). Die Verknöcherungen der erst erwähnten Formen zeigen nichts von dieser Facette.

Eingehend hat HUXLEY die Haut von *Jacare* untersucht. Die Form der dünnen Hornschuppen entspricht im allgemeinen der Oberfläche der darunter gelegenen Knochenschilder, doch dringen die ersten nicht in die noch zu beschreibenden grubigen Skulpturen der letzten ein. Diese Gruben vielmehr sind von Bindegewebe erfüllt, das sich als dünne Schicht zwischen Stratum Malpighii und Hautknochen einschiebt und nur bei gründlichem Kochen zu entfernen ist.

Die in ihrer Längsrichtung winklig geknickten Verknöcherungen der Rückenseite besitzen oberseits einen Kiel in Form einer vorragenden Längsleiste, die proximal verstreicht, distal über den Rand der Schuppe vorsteht. Der höchste Punkt der Verknöcherung liegt hinter der Mitte und ist frei von Skulpturen. Die Skulpturen bestehen aus scharf ausgeprägten Gruben, die gegen die Mitte der Schuppe hin rundlich sind, nach der Peripherie zu oval werden, mit ihrer langen Achse radiär zur Mitte gerichtet. Die Innenfläche der Knochenschuppe ist glatt und entsprechend dem Grat auf der Außenfläche vertieft, wodurch eben die winklige Knickung der Schuppe zustande kommt. In der Richtung von vorn nach hinten ist die Innenfläche der Schuppe ein wenig konvex.

Die Knochenschuppe ist in der Mitte am dicksten, verdünnt sich nach hinten zu allmählich und bildet nach vorn eine glatte abschüssige Fläche, die vom vorhergehenden Schild überdeckt wird. HUXLEY nennt diese Fläche Gelenkfacette, hebt aber hervor, man dürfe nicht annehmen, es liege ein wirkliches Gelenk zwischen den betreffenden Flächen der deckenden und gedeckten Schuppen vor, sondern sie seien durch Bindegewebe gleichzeitig getrennt und

verbunden. Der hintere Rand der Gelenkfläche ist durch eine tiefe, aus kleinen Grübchen bestehende Furche vom Rest der skulpturierten Oberfläche getrennt. Aber es ist keine Spur einer Naht vorhanden, die das Knochenschild in zwei Teile zerlegte.

Durch die seitliche Verbindung der Knochenschilder mittels zackiger Nähte bildet jede Querreihe auf dem Rücken eine feste Knochenspange, die bis zu 10 Gliedern umfaßt. Die Schilder sind symmetrisch zur Mittellinie geordnet. Die beiden mittleren Reihen hängen durch Bindegewebe mit den Dornfortsätzen zusammen, wenigstens in der Dorsal-, Lumbal-, Sacral- und vorderen Schwanzgegend.

Die Knochenschilder der Bauchseite sind viereckig, flach oder nur wenig konvex nach außen gekrümmt, in der Skulpturierung denen des Rückens ähnlich, besitzen aber weder Kiel noch winklige Knickung und daher parallele Außen- und Innenfläche. Wie die der Rückenseite liegen sie symmetrisch zur Mittellinie, sind durch zackige Naht seitlich zu Querreihen verbunden, deren jede bis zu 22 Knochenstücken enthält. Was die knöchernen Bauchschilder aber auszeichnet, ist ihre Zusammensetzung aus je zwei Stücken, einem vorderen (proximalen) und hinteren (distalen) „Halbschild“, die durch eine zackige Quernaht vereinigt sind. Das vordere Halbschild hat  $\frac{3}{4}$  der Länge des hinteren, bildet die Gelenkfacette und trägt dicht vor der Naht am hinteren Rand die querverlaufende Grübchenfurche.

Insgesamt bilden Rücken- und Bauchseite durch die Knochenpanzerung zwei feste Schilde, die durch die Haut der Seiten verbunden sind, in der nur vereinzelte Verknöcherungen vorkommen. HUXLEY bringt die geringe Verknöcherung der Seiten in Beziehung zur Atmung und vergleicht Rücken und Bauch den festen Brettern, die Seiten den sie verbindenden Lederfalten eines Blasebalges. Ferner wird den Gliedmaßen, die selbst mit gelenkig verbundenen Knochenschildern bedeckt sind, durch diesen biegsamen Zwischenraum freies Spiel gewährt.

Unmittelbar nach den Hinterbeinen vereinigen sich dorsales und ventrales Schild, so daß der Schwanz von diesem Punkt an von einer Folge knöcherner Reifen umgeben ist, deren jeder einem Wirbel entspricht, so daß Exo- und Endoskelet in ihren Segmenten übereinstimmen.

Die geschilderten Verhältnisse trafen in gleicher Weise für *Jacare fissipes*, *J. nigra*, *Caiman trigonatus* und *C. gibbiceps* zu. Ein zwei Fuß langer *Caiman palpebrosus* zeigte die Knochenschilder in wesentlich gleicher

Anordnung. Bei einem 18 inches langen *Jacare* waren die Verknöcherungen eben entwickelt. HUXLEY zweifelt daher nicht, daß alle Vertreter der Gattungen *Caiman* und *Jacare* eine entsprechende Knochenpanzerung besitzen.

In ihrem feineren Bau erinnerten die Verknöcherungen von *Jacare* an Fischknochen, etwa die eines Störs: eine mittlere, von zahlreichen Kanälen durchsetzte Lage ist außen von einer dünnen, innen einer dicken Schicht knöcherner Lamellen bedeckt, die parallel zur Fläche der Schuppen verlaufen. Rund um die verschieden geformten Kanäle der mittleren Lage sind die Knochenlamellen in größerer oder geringerer Ausdehnung konzentrisch angeordnet. Die Kanäle der Mittellage stehen durch weite Öffnungen mit der Innenfläche, durch spärlichere, schmälere Äste mit der Außenfläche des Knochenschildes in Zusammenhang.

Die Cutis des erwähnten jungen *Jacare* war in zwei Lagen geschieden, eine oberflächliche dünne aus unregelmäßig verlaufenden Bindegewebsfasern mit zahlreichen Pigmentzellen und eine tiefe, aus mehreren Schichten von sehr regelmäßig geordneten, abwechselnd rechtwinklig gekreuzten Bindegewebsbündeln (von HUXLEY Matten genannt), die von kurzen, senkrecht aufsteigenden Fasern durchbohrt wird. Die Bündel gehen auch durch den Raum, den später eine Knochenschuppe einnimmt. Am proximalen Rand einer Schuppe lockern sich die Schichten, biegen auf und treten mit den Fasern der vorhergehenden Matte in Verbindung. Infolge der Schichtung der Bindegewebslamellen ist die Unterseite der Haut eigentümlich facettiert, ganz unabhängig von den knöchernen Ablagerungen.

Die jungen Knochenschuppen erscheinen zunächst als sehr dünne durchbohrte Platten im oberen Teil der tiefen Hautlage, so daß sich über ihnen eine dünne Bindegewebslage, unter ihnen der Rest der dichteren, tiefen Lage befindet. Durch die Öffnungen dieser primitiven Knochenplatte, der Anlage der künftigen Mittellage des Knochenschildes, treten Bindegewebszüge, die tiefere und höhere Schichten der Haut miteinander verbinden. In einem entkalkten Schnitt blieben vom Knochen ein undeutlich faseriges Grundgewebe — in seinem Aussehen vom umgebenden Bindegewebe verschieden — und Zellen zurück, deren jede die Mitte einer Lacune eingenommen zu haben schien. So liegt die ganze Knochenplatte in der Haut wie in einer Tasche, deren Wände sich mit Leichtigkeit von ihr abheben. An dünnen Schnitten durch Haut und Knochen schien keine direkte Verbindung zwischen der Masse des Knochens und dem um-

gebenden Bindegewebe zu bestehen. Indessen legt HUXLEY bei der unzureichenden Konservierung keinen besonderen Wert auf diese Beobachtung, die der Annahme einer Bildung der Knochenschuppe durch direkte Verkalkung des Hautbindegewebes zu widersprechen scheint. Vielmehr sah er bei Horizontalschnitten durch die Knochenschilder parallele, schräge Spalten, die bisweilen einander kreuzten, von denen man sofort annehmen möchte, sie entsprächen den Trennungslinien der verknöcherten Bindegewebsbündel.

Keiner der späteren Untersucher hat dieser Schilderung wesentlich neues hinzufügen können; um so mehr ist zu bedauern, daß HUXLEY's Abhandlung der Abbildungen entbehrt.<sup>1)</sup>

Nach RATHKE (1866, p. 19 u. f.) besteht die Cutis der Crocodile, die im oberen Teil Pigmentzellen enthält, aus mehreren Lagen von Bindegewebsfasern, die in ein und derselben Schicht parallel, in benachbarten gekreuzt erscheinen. Die Zahl der Schichten nimmt mit dem Alter zu (bei jungen Embryonen von *Alligator lucius* 2—3, bei erwachsenen Tieren bis zu 24) und ist an der Rückenseite am größten. Die Schichten gehen aus einer Schuppe ohne Unterbrechung in die nächste, von ihr durch eine Hautfurche getrennte über; unter der Furche sind sie dünner und dichter zusammengedrängt. Nur ausnahmsweise endigt eine Schicht von Bindegewebsbündeln, allmählich dünner geworden, in einer solchen Furche. Zwischen den Bindegewebsbündeln findet sich eine formlose Masse und außerdem sternförmige, braune Pigmentzellen, die auch stellenweise der Innenfläche der Haut durch dichte Lagerung eine graue oder schwärzliche Färbung erteilen.

Die Knochenplatten bilden sich später, als an den Hornschildern die Kiele auftreten. Bei *Crocodilus vulgaris* von 11" und *Alligator punctulatus* von 1' Länge war noch keine Andeutung davon vorhanden, bei einem *Alligator palpebrosus* von 1' 1" 9" und einem *Alligator sclerops* von 1' 4" 6" Länge stellten sie kleine, dünne, scharfrandige Täfelchen dar. Die Hautknochen entstehen zwischen den beschriebenen Lagen der Lederhaut derart, daß unter ihnen eine größere Zahl von Lagen ist als über ihnen und zwar eine

---

1) HUXLEY's Untersuchung wurde angeregt durch Studien an fossilen Formen. Deren Hautknochen sind viel besser bekannt, wie ein Blick in v. ZITTEL's Handbuch der Paläozoologie (Vol. 3, spez. p. 649 *Diplo-cynodon*) lehrt.

absolut und relativ um so größere, je weiter ein Crocodil in seinem Wachstum fortgeschritten ist. Die darüberliegenden Lagen werden in dem Maße, als die Platten an Dicke zunehmen, allmählich dichter zusammengedrängt und mit der Zeit sogar mehr oder minder unkenntlich. Das Muttergewebe des Knochens ist das Bindegewebe der Haut. Weil aber die Schichten des Bindegewebes sich an den Verknöcherungen teilen und sie umfassen, nicht jedoch eine durch sie erlittene Unterbrechung zeigen, so können sie nach RATHKE nur aus dem Teil der Lederhaut ihren Ursprung erhalten haben, der als formloses Bindegewebe die Faserschichten vereint. Man sieht, daß in diesem Punkte RATHKE mit HUXLEY nicht übereinstimmt. Im Knochen sind nach RATHKE Knochenkörperchen vorhanden. Die Knochenschuppen sollen mit Knochenmark angefüllt sein.

LWOFF (1884, p. 328) fand bei einem *Crocodilus bitorcatus* (= *porosus* SCHN.) von 51 cm Länge Verknöcherungen in den gekielten Rückenschuppen als kleine Platten mit dünnen in den Kiel laufenden Fortsätzen schon vorhanden. Sie zeigten Knochenkörperchen mit anastomosierenden Fortsätzen und an den Seiten hie und da Osteoblasten.

HOFFMANN (1890, p. 457) gibt die Befunde HUXLEY's und RATHKE's (die des ersten Autors nicht immer richtig) wieder und fügt eigene Beobachtungen hinzu. Die Lederhaut besteht nach ihm aus einer Grundmasse zahlreicher, dicht aneinander liegender, derber wage-rechter Lagen mit einer darüber und einer darunter liegenden Grenzschicht aus weicherem und lockerem Gewebe; diese drei horizontalen Lagen stehen durch spärlichere, senkrecht aufsteigende Züge miteinander in Verbindung. Die Hautknochen sollen gewöhnlich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis ihren Ursprung nehmen und sich allmählich nach außen hinausdehnen.

GADOW (1909, p. 442) entwirft eine kurze, aber gute Charakteristik vom Integument der Crocodile, der ich folgendes entnehme. Die großen Schilder des Rumpfes sind in Querreihen geordnet, deren jedes einem Skeletsegment am Rumpf entspricht. Die seitlichen Längsreihen der gekielten Rückenschilder konvergieren mehr und mehr nach dem Schwanz zu, die inneren Reihen verschwinden, und zwei laterale Reihen vereinigen sich in der Schwanzmitte zu einer unpaaren Reihe senkrecht gestellter Blätter. Diese sind nicht mehr verknöchert, sondern zeigen kräftig entwickelte Hornscheiden; sie sind sehr biegsam und formen den Schwanz zu einem wirksamen Propeller. Die Mehrzahl der größeren Knochenschilder und die Oberfläche der

Schädelknochen erscheint eigenartig ausgenagt, wie es dort gewöhnlich ist, wo die Cutis selbst in Knochen übergeführt ist oder zusammen mit dem unterliegenden Knochen ossifiziert.

STEHLI (1910, p. 775f.) macht zunächst in der Literaturbesprechung auf die bis dahin einzigen Abbildungen von Knochenschildern bei Crocodilen aufmerksam: P. MATSCHIE gab 1897 im Hausschatz des Wissens Knochenschilder des Nilcrocodils (*Crocodilus vulgaris* = *C. niloticus*) nach Photographien wieder. STEHLI reproduziert diese Bilder und veröffentlicht eigene, von zwei Figuren begleitete Befunde an einem 42 cm langen *Crocodilus vulgaris* (= *niloticus* LAUR.). Unter jedem gekielten Rückenschild fand sich eine weiße, von zahlreichen Kanälen durchzogene, ovale, caudalwärts zugespitzte, 4 mm lange Knochenschuppe. Die Kanäle sind von Bindegewebe und Blutgefäßen erfüllt. Die Knochenplatte liegt unter der Pigmentschicht der Cutis zwischen derben, mit Alaunkarmin dunkelrot sich färbenden Bindegewebsfasern. Die Faserbündel, welche die Knochenplatte umschließen, sind sehr unregelmäßig und verwickelt. —

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf *Crocodilus porosus* SCHN., *Crocodilus niloticus* LAUR. und *Caiman sclerops* SCHN.

### 1. *Crocodilus porosus* SCHN.

Das zur Verfügung stehende, in Alkohol konservierte Exemplar von *Crocodilus porosus* SCHN. maß 1,10 m. Die Hautverknöcherungen ließen sich mittels Kalilauge sauber aus der Haut isolieren. Ferner wurden mit dem Rasiermesser Durchschnitte der Haut mitsamt den Verknöcherungen in Längs- und Querrichtung hergestellt, was auch ohne Entkalken leicht gelingt, da der Knochen nur aus dünnen Lamellen besteht. Diese Schnitte wurden aufgeheilt untersucht.

Wie HUXLEY fand auch ich nur auf der Rückenseite Verknöcherungen, die sich von den Nackenschildern bis ins erste Schwanzdrittel hinein erstrecken, ohne aber auf die Dorsalseite der Extremitäten übergreifen. Sie sind von länglich-ovalem Umriß, vorn und stärker hinten zugespitzt, in der Mitte am breitesten (Taf. 39, Fig. 1 u. 2). Die Hautknochen unter den schmälern seitlichen Schildern sind schlanker geformt als die der mittleren Schilderreihen. Der Rand der Verknöcherungen ist vielfach ausgebuchtet und mit zackigen Vorsprüngen versehen. Die Oberseite ist nach links und rechts abgedacht, so daß ein mittlerer, längsverlaufender First entsteht, der kurz hinter dem Vorderrand der Schuppe beginnt, all-

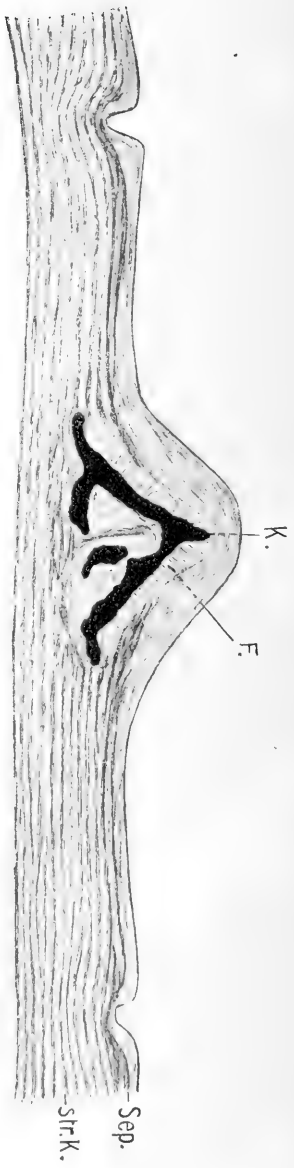


Fig. A. *Crocodylus porosus*. Querschnitt durch ein Hautelement der Rückennitte. 10:1.  
 Sep Subepidermis. str. K strattes Corium. K Hautknochen. F Schnuppentasche.

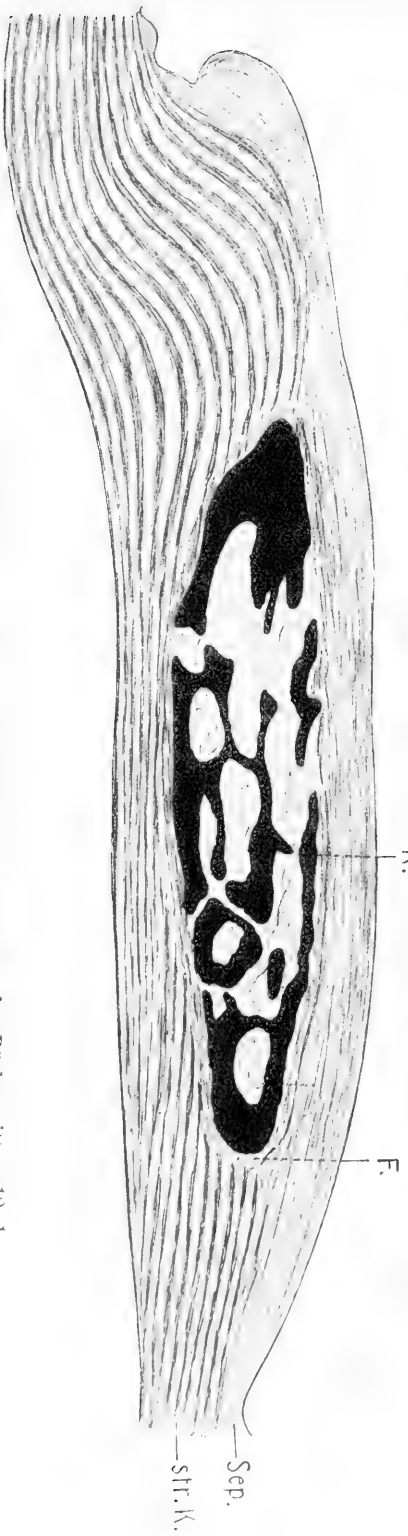


Fig. B. *Crocodylus porosus*. Längsschnitt durch ein Hautelement der Rückennitte. 10:1.  
 Sep Subepidermis. str. K strattes Corium. K Hautknochen. F Schnuppentasche.

mählich ansteigt und nahe dem Hinterrande die größte Höhe erreicht. Eine Gleitfläche (Gelenkfacette HUXLEY's) am Vorderrand ist nicht ausgebildet. Bei den schlankeren Verknöcherungen ist der First zu einem deutlichen Kiel entwickelt (s. Fig. 2, Taf. 39). Die Unterseite ist nicht eben sondern in der Längsrichtung leicht vorgewölbt (s. Textfig. B).

Die Verknöcherungen der Rückenmitte sind etwa 10 mm lang, 5 mm breit, 2 mm hoch, diejenigen der seitlichen Schilderreihen 7 mm lang, 2,5 mm breit, 2 mm hoch, die der Nackengegend, die mächtigsten am ganzen Körper, 15 mm lang, 7 mm breit, 5 mm hoch. Die Länge der kleinsten beobachteten Knochenschuppen betrug gegen 5 mm.

Die Hautknochen von *Crocodylus porosus* sind nicht solid, sondern stellen ein schwammartiges Gerüst dar, dessen Hohlräume durch Öffnungen mit der Ober- und Unterseite in Verbindung stehen. Bei den kleinsten Verknöcherungen (Fig. 2, Taf. 39) ist das Hohlraumssystem noch einheitlich, da die ganze Ossifikation nur aus einem dünnen, unregelmäßig durchlöcherten, den soliden Kiel tragenden Dach besteht. Die untere Fläche ist nur stellenweise, in Form einer vielfach durchbrochenen Platte angelegt und daher in der Aufsicht durch die Öffnungen des Daches nur hier und da sichtbar. Bei den größeren Hautknochen ist die Bodenplatte vollständiger und der Raum zwischen Boden und Dach durch meist horizontal gelagerte, mannigfach durchlöcherte, untereinander verbundene Knochenlamellen größtenteils ausgefüllt. Dieses Lamellensystem läßt sich durch die Löcher der Ober- (Fig. 1, Taf. 39) und Unterseite nur unvollkommen überschauen; eine bessere Vorstellung davon gewinnt man auf Schnitten (Textfig. A u. B). Die Öffnungen, durch die das Hohlraumssystem in der Knochenschuppe mit der Umgebung zusammenhängt, sind auf der Unterseite spärlich aber groß, auf der Oberseite kleiner aber zahlreicher, nahe dem Kiel rundlich, zur Peripherie hin länglich und dann mit dem größeren Durchmesser radiär zur Mitte der Schuppe gerichtet (Fig. 1, Taf. 39). Der ausgeprägt schwammige Bau der Hautknochen von *Crocodylus porosus* unterscheidet sie nicht minder wie ihre Form von den Knochenplatten bei *Crocodylus niloticus* auf den ersten Blick. Obwohl das untersuchte Tier gegenüber den bis 9 m langen Erwachsenen als junges Exemplar gelten muß, glaube ich nicht, daß bei der Prüfung älterer Exemplare von *Crocodylus porosus* die Differenzen gegenüber *Crocodylus niloticus* sich verwischen werden. Denn schon bei kleinen Stücken von *Crocodylus niloticus* ist das



typische Verhalten der Knochenschuppe ausgebildet, so daß für andere Arten wohl das gleiche gilt. —

Querschnitte durch die Haut der Rückenmitte (Textfig. A) zeigen zunächst, daß die Knochenschuppe (K) bei weitem nicht die Breite des korrespondierenden Hornschilds einnimmt, sondern sich nur unter dem vorgewölbten mittleren Teil desselben hält (auch ein Unterschied gegenüber *Crocodylus niloticus*!). Gleichfalls auf dem Längsschnitt (Textfig. B) bleibt die Ausdehnung der Knochenschuppe bedeutend hinter dem Hornschild zurück. Die Knochenschilder liegen auf der Grenze der feinfaserigen Subepidermis (*Sep*) und des aus zahlreichen Lagen grober, abwechselnd gekreuzter Fasern bestehenden straffen Coriums (*str. K*) und zwar so, daß der Hautknochen sich in das straffe Corium einsenkt, während er mit seinem oberen Teil nur wenig in die Subepidermis vorragt.

Über die Beziehungen des Bindegewebes zum Knochen war folgendes festzustellen. Der Knochen ist zunächst von einer ziemlich dicken Schicht zartfaserigen Bindegewebes umhüllt, das wohl als Schuppentasche (*F*, Textfig. A und B) bezeichnet werden kann und vor allem auf den Querschnitten der Knochenschuppe gut sichtbar ist. Soweit die Schuppentasche dem „Dach“ der Verknöcherung anliegt, ist sie durch senkrecht zur Knochenoberfläche verlaufende Bindegewebsfasern ausgezeichnet. Diese treten, nach dem Befund bei *Crocodylus niloticus* (s. S. 657) zu schließen, in den Knochen ein. Die Lagen des straffen Coriums sind unter der Verknöcherung zusammengedrückt und dünner als im übrigen Teil der Schuppe, wie vor allem deutlich am Längsschnitt zu sehen ist (Textfig. B). Sie weichen aber nicht, wie RATHKE annahm (s. oben), dem Knochen aus, sondern hören, seitlich am Knochen angelangt, wie abgeschnitten auf. Das zeugt dafür, daß an der Stelle, wo jetzt der Hautknochen liegt, früher (wenigstens zum Teil) Lagen des straffen Corium sich befanden, das somit das straffe Corium in der Bildung der Hautknochen aufging. Damit stimmt auch überein, daß kleine Stückchen der Hautknochen unter dem Mikroskop bei stärkeren Vergrößerungen deutlich eine faserige Zusammensetzung der Knochensubstanz erkennen ließen.

Die Faserlagen des straffen Coriums nehmen nach den freien Schuppenrand hin an Stärke zu, steigen aufwärts und senken sich dann wellenförmig gebogen unter die Hautfurchen, die zwei aufeinanderfolgende Schuppen voneinander trennt. Fest unter dieser zusammengepreßt ziehen sie in das nächste in der Längsrichtung des Körpers

folgende Schild hinein (Textfig. B). Nur wenige Fasern scheinen am freien Schuppenrand zu endigen, die meisten setzen sich in Längs- und, wie der Transversalschnitt (Textfig. A) zeigt, auch in Querrichtung des Körpers weite Strecken durch die Haut fort.

Da eine dachziegelige Deckung der Schilder bei den Rückenschuppen nicht besteht (auch bei den Bauchschildern kann kaum die Rede davon sein), machen sich die Einrichtungen zum Übereinandergleiten der Schuppen nur andeutungsweise bemerkbar. Die Knochenschuppen besitzen keine Gleitfläche; der wellenförmig gebogene Teil des straffen Coriums am distalen Rand der Schuppen entspricht den vor allem beim Alligator (s. S. 659) so typisch entwickelten Verbindungsfasern, wie ein Vergleich der Textfigg. B und Gb ergibt. Dadurch daß die Knochenschuppen nur den mittleren Teil der Hautelemente einnehmen, bleibt das Integument geschmeidiger als bei den nunmehr zu besprechenden Formen.

## 2. *Crocodilus niloticus*. LAUR.

Zur Untersuchung kamen zwei gut in Alkohol konservierte 60 und 80 cm lange Exemplare von *Crocodilus niloticus* LAUR. Die Haut des kleineren Tieres wurde vornehmlich zu Schnitten benutzt, die am entkalkten Material mit dem Rasiermesser hergestellt, mit verdünntem Alaunkarmin oder Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbt und in Balsam eingeschlossen wurden. Das Integument des größeren Nilcrocodils diente zur Isolation der Verknöcherungen mit Kalilauge. Bei der Größe und Festigkeit der Hautknochen konnten hier auch Schiffe gewonnen werden.

In Übereinstimmung mit HUXLEY und STEHLI stellte auch ich nur auf der Rückenseite, von der Nackengegend bis zum zweiten Schwanzdrittel, Knochenschuppen fest. Bei dem größeren Exemplar fanden sie sich aber nicht allein unter den gekielten Hornschildern sondern auch auf der Dorsalfläche von Oberarm und Oberschenkel. Ihre Form paßt sich den Hornschildern an: in der Mitte des Rückens sind sie viereckig, so lang wie breit (etwa 11 mm), mit kurzer hinterer Spitze, mehr seitlich schlanker mit mehr gerundeten Ecken und längerer Spitze (9 mm lang, 6 mm breit), noch schmaler und langgestreckt im Schwanzabschnitt, sehr klein und schmal, fast stäbchenförmig, auf der Oberseite der Beine; die größten Verknöcherungen der Hinterbeine besitzen eine Länge von 4, eine Breite von 2 mm, die der Vorderbeine messen noch weniger.

Die Oberseite der knöchernen Rückenschuppen ist nach vorn abgeschrägt; von einer gut abgesetzten Gleitfläche kann aber keine Rede sein. An die abgeschrägte Fläche schließt sich nach hinten der median verlaufende Kiel, der bei den seitlichen Rückenschuppen höher ist als bei den mittleren, entsprechend den überdeckenden Hornschildern; er läuft in die Spitze am Hinterende der Schuppen aus. Bei den Schwanzschuppen nimmt der Kiel die ganze Schuppe ein und ist stark entwickelt, so daß die Oberseite dieser Verknöcherungen einem spitzgiebeligen Dach gleicht. Die Extremitätenschuppen besitzen keinen ausgeprägten Kiel, sondern gerundeten First.

Auf der Oberseite der Schuppen finden sich zahlreiche flache Gruben, in denen die Gefäße und Nerven austreten. Die größten liegen in der Nähe des Kieles und sind mit ihrer längeren Achse radiär zur Schuppenmitte gerichtet. Die entsprechend dem Kiel leicht ausgehöhlte Unterseite der Verknöcherungen ist glatt und trägt in der Mitte eine geringe Anzahl, meist 2—3, kleine Öffnungen.

Der Rand der Knochenschuppen verhält sich verschieden, je nachdem die benachbarten Knochenplättchen mit ihren Seiten aneinanderstoßen oder nicht. Im letzten, bei den Schwanz- und Extremitätenverknöcherungen verwirklichten Fall ist der Rand tief und unregelmäßig in rundlichen Buchten ausgeschnitten. Bei den Rückenschuppen dagegen, die im mittleren Teil der Querreihen seitlich fest aneinanderschließen, ist der Rand geradliniger, nur mit sehr kleinen, radiär gerichteten Einschnitten versehen. Während er sich nach vorn und hinten sehr zuschärft, behält er seitlich eine gewisse Dicke und zeigt, von der Kante betrachtet, mehr oder minder tiefe, trichterförmige, dicht beieinanderstehende Aushöhlungen (*Tr*, Textfigur F), die bei der Verbindung der benachbarten Knochenschuppen eine Rolle spielen (s. u.).

Über das Hohlraumssystem der Hautknochen geben Schnitte und Schiffe genaueren Aufschluß. Es beschränkt sich vornehmlich auf den mittleren, den Kiel tragenden Abschnitt und ist durch dünne, unregelmäßig verlaufende Lamellen in zahlreiche, untereinander verbundene Teile zerlegt (Textfig. Ca, b). Diese sind mit Bindegewebe, Blutgefäßen (*Bl*), Nerven und Pigmentzellen (*P*) erfüllt. Fettzellen, die sich in den Markräumen der Saurierhautknochen oft finden, konnte ich nicht feststellen. Die Blutgefäße — die Nerven verlaufen mit ihnen — treten durch die erwähnten kleinen Öffnungen auf der Unterseite der Schuppen ein (*Bl*, Textfigur Ca), verästeln sich im Inneren des Markraumes reichlich und geben teils mehr

wagerecht verlaufende Äste ab, die sich im unteren Teil der Knochenschuppe halten, teils aber steigen sie in die Höhe, treten durch die Öffnungen auf der Oberseite der Verknöcherungen in die Sup-

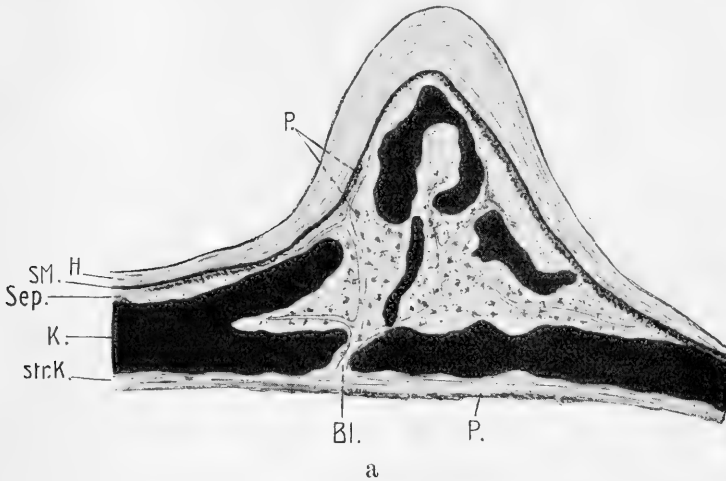
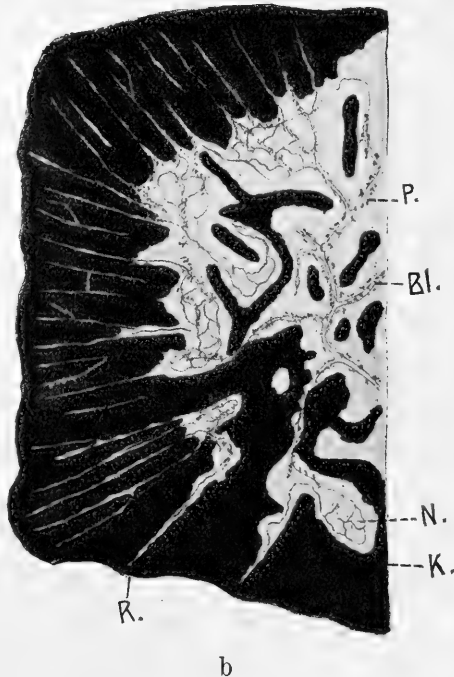


Fig. C. *Crocodilus niloticus*.

- a Querschnitt durch den mittleren Teil eines Hautelements des Rückens. 22:1. *H* Hornschicht. *SM* Stratum Malpighii. *Sep* Subepidermis. *str. K* straffes Corium. *K* Knochen. *Bl* Blutgefäß. *P* Pigment.
- b Flachschnitt durch die Hälfte einer Knochenschuppe. 10:1. *K*, *Bl*, *P* wie unter a. *N* Capillarnetz. *R* Gefäßröhren.



epidermis (*Sep*) aus und bilden hier ein Capillarnetz. Das Verhalten der wagerecht verlaufenden Gefäße ist aus Flachschnitten durch den unteren Teil der Knochenschuppe ersichtlich (Textfig. Cb). Diese Gefäße bilden zunächst kleine Capillarnetze (*N*), aus denen sehr feine Gefäße aus-

treten, die zum Rand der Verknöcherungen ziehen in radialen, zum Teil untereinander verbundenen Röhren (*R*). Das Schicksal dieser Gefäße habe ich nicht mit Gewißheit feststellen können. Zum Teil

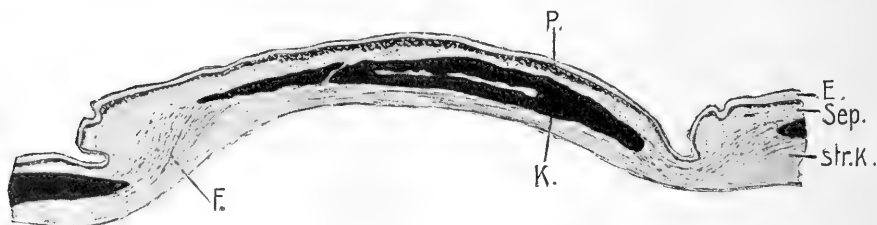


Fig. D. *Crocodilus niloticus*.

Längsschnitt durch ein Hautelement des Rückens. 10:1. *E* Epidermis. *Sep* Subepidermis. *str.K* straffes Corium. *K* Knochen. *P* Pigment. *F* Verbindungsfasern.



Fig. E. *Crocodilus niloticus*.

Schnitt durch die aneinander stoßenden Seitenränder zweier Hautelemente. 22:1. *H* Hornschicht. *SM* Stratum Malpighii. *Sep* Subepidermis. *str.K* straffes Corium. *K* Knochen. *F* Schuppentasche.

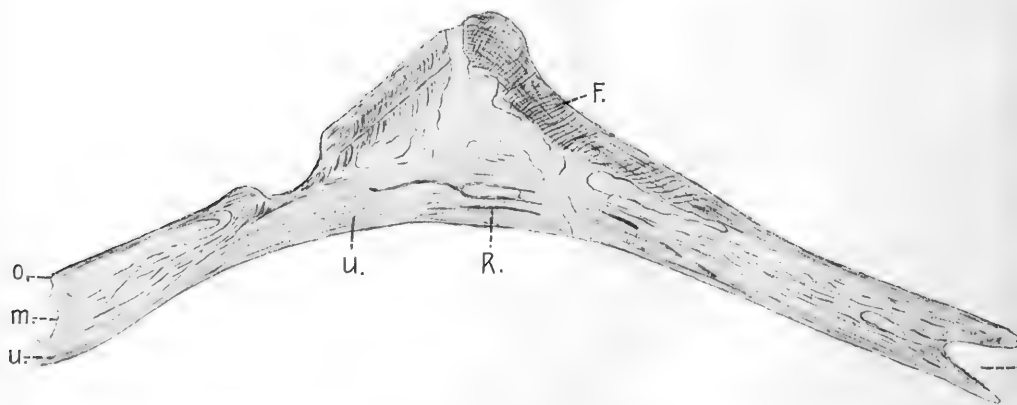


Fig. F. *Crocodilus niloticus*.

Schliff durch eine Knochenschuppe des Nackens. 10:1. *o* obere, *m* mittlere, *u* untere Schicht des Knochens. *F* die Fasern in der oberen Schicht. *R* Gefäßröhren in der unteren Schicht.

scheinen die feinen Röhrrchen auf der Unterseite der Hautknochen zu münden, zum Teil in das Bindegewebe zwischen den berührenden Seitenkanten benachbarter Verknöcherungen einzutreten. Die Gegenwart der Gefäßröhrrchen gibt den aufgehellten Verknöcherungen ein radiärstrahliges Aussehen.

Bei den kleinen Verknöcherungen der Extremitäten kommt es nicht zur Entwicklung eines Markraumsystems; sie besitzen nur einfache Durchbohrungen.

Wie bei *Crocodylus porosus* liegen auch bei *Crocodylus niloticus* die Hautknochen im oberen Teil des straffen Coriums (*str K* Textfig. Ca und D). Ebenfalls hier sind sie von einer dünnen, sehr kernreichen Lage von Bindegewebe, der Schuppentasche (*F*, Textfig. E), umhüllt. Deutlich machen sich stärkere Bindegewebsbündel (*F*, Textfig. D) bemerkbar, die das distale Ende der Knochenschuppe mit der Wurzel der nächsten in einer Längsreihe folgenden Schuppe verknüpfen. Die seitliche Verbindung der Schuppen einer Querreihe ist, trotzdem sie nahe aneinanderstoßen, nicht besonders fest, in keiner Weise der Vereinigung der Teilplättchen einer Mosaikschuppe der Scincoiden oder der Schuppen der Gerrhosauriden vergleichbar. Auch HUXLEY rechnet *Crocodylus* zu den Formen, bei denen keine Verbindung der Schuppen einer Seitenreihe durch zackige Naht stattfindet. Untersucht man die Verbindung benachbarter Knochenplatten auf dem Transversalschnitt (Textfig. E), so findet man keine direkt von Knochen zu Knochen ziehende Bindegewebsfasern; vielmehr verläuft die Faserrichtung im Spalt zwischen den beiden Hautknochen, diesen angeschmiegt, senkrecht zur Fläche der Haut. Auf Flachschnitten durch die Verbindungsstelle zweier Knochenplatten sieht man allerdings stellenweise auch in der Längsrichtung des Spaltes verlaufende Fasern; diese dringen beiderseits in die oben beschriebenen, trichterförmigen Vertiefungen ein.

Schliffe durch die Hautknochen lassen 3 verschiedene Schichten unterscheiden (Textfig. F). Die untere (*u*) ist durch regelmäßige horizontal geschichtete Knochenlamellen charakterisiert, die am deutlichsten in ihrem dicksten Abschnitt, im mittleren Teil der Schuppe hervortreten; sie enthält die in ihrer Anordnung oben beschriebenen Röhrrchen für die feinen Gefäße (*R*). Die mittlere Schicht (*m*) umschließt den Markraum und liefert die ihn zerteilenden Lamellen. Die obere ähnelt in ihrer Struktur mehr der unteren und ist durch den Besitz zahlreicher, leicht gewellter, senkrecht zur Oberfläche gerichteter Fasern (*F*) ausgezeichnet. Man geht wohl

nicht fehl, wenn man sie mit den bei *Crocodylus porosus* entsprechend verlaufenden Fasern der Schuppentasche in Zusammenhang bringt (s. S. 652). Auf der Unterseite der Hautknochen von *Crocodylus niloticus* ist manchmal eine parkettähnliche Skulptur sichtbar, ähnlich der früher von mir bei *Heloderma* festgestellten; auch hier dürfte sie der Ausdruck dafür sein, daß Teile des straffen Coriums unter Erhaltung ihres typischen Faserverlaufes in den Hautknochen aufgenommen werden.

### 3. *Caiman sclerops* SCHN.

Die Hautknochen des zur Verfügung stehenden, 45 cm langen Exemplars von *Caiman (Alligator) sclerops* wurden durch Kalilauge isoliert, ferner an aufgehellten Hautstücken und an Rasiermesserschnitten untersucht. Entkalkung war bei der geringen Stärke der Verknöcherungen zur Herstellung der Schnitte nicht nötig.

Rücken- und Bauchhaut erwiesen sich verknöchert. Wir besprechen zunächst die Befunde an den Rückenschildern.

Hautknochen finden sich dorsal nur unter den gekielten Rückenschildern, nicht auf der Oberseite der Extremitäten. Wie bei *Crocodylus niloticus* wechselt die Form der Hautverknöcherungen in Abhängigkeit von der überdeckenden Hornschuppe. Fig. 3 Taf. 39 gibt eine Knochenschuppe aus den mittleren Teil des Rückens, nahe der Medianlinie wieder. Besonders bemerkenswert gegenüber *Crocodylus* ist, wie ich in Übereinstimmung mit HUXLEY feststellen kann, die gute Ausbildung der vom Rest der Schuppe durch eine seichte Furche deutlich abgesetzten Gleitfläche. Sie stellt eine dreieckige, nach vorn geneigte Fläche dar, die im Gegensatz zur übrigen Schuppe auffallend glatt ist, nur wenige Grübchen am Vorderrand besitzt.

Median erhebt sich auf der Schuppe der Kiel als ziemlich scharfrandiger First, der etwa im Beginn des zweiten Schuppenmittels beginnt und über das distale Schuppenende vorragend die hintere breite Zuspitzung erzeugt. Seitlich von Kiel fällt die Oberfläche der Schuppe anfangs leicht konkav, zum Rand hin in konvexer Krümmung ab (vgl. auch Textfig. Ga). Die Oberseite der Knochenschuppe ist mit vielen Grübchen bedeckt von gleicher Form und Anordnung wie bei *Crocodylus niloticus*, dessen Verknöcherungen denen der Rückenseite von *Caiman sclerops* ziemlich ähnlich sind. Die Unterseite der Knochenschuppen ist in der Längsrich-

tung leicht ausgehöhlt, rauher als die Oberseite und besitzt wenige größere Öffnungen entlang der Mittellinie.

Die Länge der Schuppen beträgt im Mittel 7 mm, die Breite 5 mm. Die mehr seitlich gelegenen Schuppen sind kleiner, relativ schmaler und länger, am Vorderrand oval gerundet, mit verhältnismäßig höherem Kiel. Am mächtigsten sind die Hautknochen der Nackengegend, von denen die medianen so breit wie lang (7 mm), die lateralen etwa doppelt so lang (9 mm) wie breit (4 mm) sind; sie sind auf der Unterseite stark ausgehöhlt. Die Verknöcherungen der Schwanzschuppen sind lang gestreckt, vorne oval gerundet, nach hinten allmählich verschmälert, besitzen gut entwickelten Kiel und

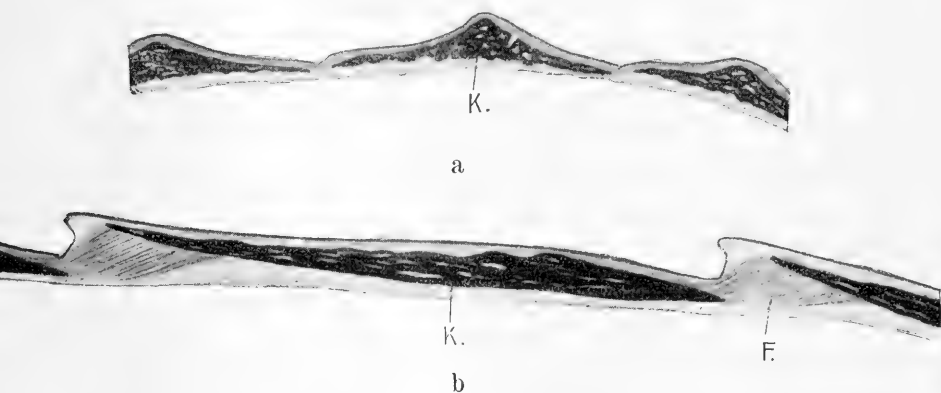


Fig. G. *Caiman sclerops*.

a Querschnitt, b Längsschnitt durch die Rückenhaut. 10:1. K Knochen.  
F' Verbindungsfasern.

messen 5—6 mm in der Länge, 3 in der Breite. Die Gleitfläche ist nur wenig deutlich bei ihnen abgesetzt. Die Schwanzschilder, die den dorsalen Kamm im Endabschnitt bilden, sind knochenfrei.

Querschnitte durch die mittleren Schuppenreihen des Rückens (Textfig. Ga) zeigen, daß die Verknöcherungen sich nicht seitlich berühren; vielmehr bleiben sie beiderseits ein kleines Stück von der scharf ausgeschnittenen Furche zurück, die zwei benachbarte Hornschilder trennt. Die Verbindung durch zackige Naht, die nach HUXLEY für manche Alligatorarten charakteristisch ist, fehlt entweder *Caiman sclerops* oder, was wahrscheinlicher ist, bildet sich erst später heraus.

Auf einem Längsschnitt fallen vor allem die mächtigen Verbindungsfasern auf (F', Textfig. Gb), die vom distalen Ende der vor-



aufgehenden Knochenschuppe leicht wellig geschwungen zur Wurzel der gedeckten hinziehen. Sie vermitteln einen innigen Zusammenhang der in longitudinaler Richtung aufeinander folgenden Schuppen und ermöglichen eine bedeutende Verschiebbarkeit der Schuppenquerreihen gegeneinander in gleicher Weise, wie es bei verschiedenen Sauriern stattfindet (vgl. W. J. SCHMIDT, 1912, p. 89). Bei maximaler Entfernung zweier Schuppenquerreihen verschwindet die auf dem Längsschnitt sichtbare, durch die Schuppenerhebungen bedingte Profilierung der Haut, bei größter Annäherung decken sich die Schuppen dachziegelig. Die gleichen Verhältnisse bestehen für die Bauchschilder zurecht, wie unten auseinandergesetzt werden soll. Der bedeutende Spielraum für die Verschiebung der Schuppenquerreihen gegeneinander muß bei den Deckungsverhältnissen in Betracht gezogen worden, und so erklären sich auch wohl die widersprechenden Angaben von LWOFF (1884, p. 315), der angibt, die Bauchschuppen von *Crocodilus biporcatus* deckten sich dachziegelig, und VOELTZKOW (1899, p. 69), der (wenigstens für *Crocodilus madagascariensis*) das Entgegengesetzte mitteilt.

Die Hautknochen der Rückenseite von *Caiman sclerops* waren sehr reich an organischer Substanz, nur in geringem Grade verkalkt. Darauf weist einmal ihre gelbliche Farbe, ferner ihr Erweichen und Durchscheinendwerden bei der Maceration mit Kalilauge hin. Versucht man in solcher Art macerierte Verknöcherungen zu trocknen, so schrumpfen sie manchmal zusammen und verkrümmen sich. Maceriert man so lange mit verdünnter Kalilauge bei 30° C, bis die Verknöcherungen von selbst aus dem Gewebe herausfallen, so besitzt ihre Masse getrocknet so wenig festes Gefüge, daß sie sich zwischen den Fingern zermahlen läßt.

Aus solchem Material lassen sich natürlich keine Schliffe herstellen, und ich mußte mich in bezug auf den feineren Bau der Verknöcherungen mit einigen Beobachtungen an aufgehelltem Material und an Schnitten begnügen. Präparate der ersten Art zeigen außer den Vorhandensein von Knochenkörperchen einen grobfasrigen Bau des Knochens. Die Faserrichtung scheint im allgemeinen parallel der Haut zu gehen. Auch eine Andeutung wechselweise gekreuzter Schichtung war sichtbar. Schnitte (Textfig. Ga u. b) lassen einiges von Hohlraumssystem im Knochen erkennen, das auf diesem Stadium ziemlich schwach entwickelt ist.

Die Bauchhaut war in viel geringerem Grade als die Rückenhaut verknöchert: beim Durchschneiden mit der Schere war nicht

das geringste von Hartteilen zu verspüren, und erst beim Durchsichtigwerden der Haut bei Kalilaugebehandlung wurde ich auf die Anlagen der Hautknochen aufmerksam. Es war nicht möglich, sie unversehrt durch Maceration zu isolieren; die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen sind daher an Hautstücken gewonnen, die kurz mit Kalilauge behandelt, in Wasser ausgewaschen und in Glyceringelatine eingeschlossen wurden.

Die Verknöcherungen der Bauchseite erstrecken sich nach vorn bis zum Kopf, so daß die zwischen den Unterkieferästen gelegene

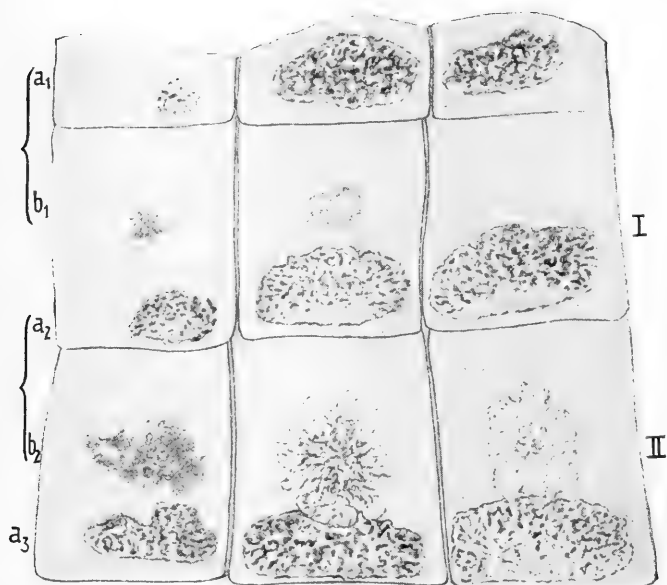


Fig. H. *Caiman sclerops*.

Stück der Bauchhaut, aufgeheilt. 5,5:1.  $a_1, a_2, a_3$  proximale Halbschilde.  $b_1, b_2$  distale Halbschilde. Zu den Hornschildern der Querreihe I gehören die beiden Halbschilde  $a_1$  und  $b_1$ , zu denjenigen der Querreihe II die beiden Halbschilde  $a_2$  und  $b_2$ .

Haut knochenfrei ist, nach hinten bis ins zweite Schwanzdrittel hinein. Zu jeden Hornschild (Textfig. H) gehören zwei Knochenplättchen, Halbschilder, wie ich sie mit HUXLEY bezeichnen will, so z. B. zu den Hornschildern der Querreihe I die Halbschilder  $a_1$  und  $b_1$ , zu den Hornschildern der Querreihe II die Halbschilder  $a_2$  und  $b_2$ ;  $a_3$  gehört schon zur nächsten, nach unten folgenden Quer-

reihe. Wir können  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$  als die proximalen,  $b_1$ ,  $b_2$  usw. als die distalen Halbschilder bezeichnen. Bei einer ersten Untersuchung des Flächenbildes ist man geneigt, die Beziehung der Hornschuppen und Knochenplättchen anders zu deuten,  $b_1$  und  $a_2$  den Hornschildern I,  $b_2$  und  $a_3$  den Hornschildern II zuzusprechen. Aber schon eine genauere Betrachtung des Flächenbildes zeigt, daß die

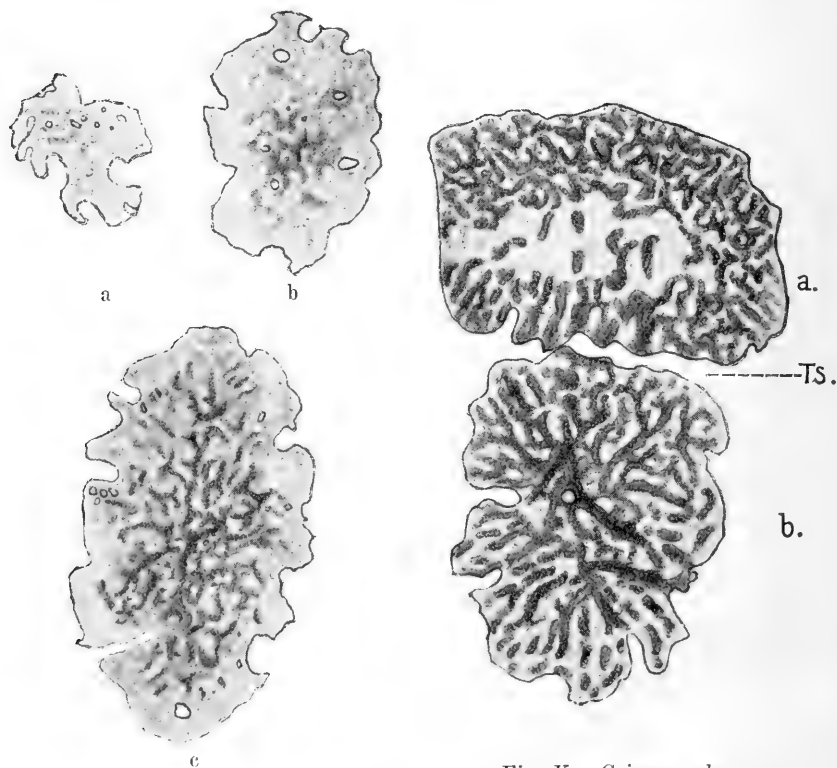


Fig. J. *Caiman sclerops*.  
a—c verschiedene Entwicklungszustände distaler Halbschilder. 14:1.

Fig. K. *Caiman sclerops*.  
Junges Knochenschild der Bauchseite.  
14:1. a proximales, b distales Halbschild. Ts Teilspalt.

Verknöcherungen  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$  tiefer gelegen sind als die mit  $b_1$  und  $b_2$  bezeichneten; (so schiebt sich in der Querreihe II bei der mittleren Hornschuppe  $b^2$  über  $a_3$ ). Das ist aber unverständlich, wenn  $a_1$ — $a_3$  dem erhöhten Hinterrand der Schuppen angehören soll. Die Richtigkeit unserer Darstellung geht ohne weiteres aus dem Längsschnitt hervor (Textfig. L, in der die mit Textfig. H korrespondierenden Stücke die gleiche Bezeichnung tragen), vor allem beim Vergleich

mit einem entsprechenden Schnitt der Rückenhaut (Textfig. Gb): immer spannen sich die Verbindungsfasern (*F*) zwischen den distalen Teil der deckenden und dem proximalen Teil der gedeckten Schuppe aus. Die Stelle der Verbindungsfasern markiert also die Grenze zwischen longitudinal aufeinander folgenden Knochenschuppen. Demnach gehören die Halbschilder  $a_1$  und  $b_1$  zum Hornschild I,  $a_2$  und  $b_2$  zum Hornschild II.

Die Verknöcherungen der Bauchseite sind noch weniger verkalkt als diejenigen der Rückenseite, von gelblich-brauner Farbe, die

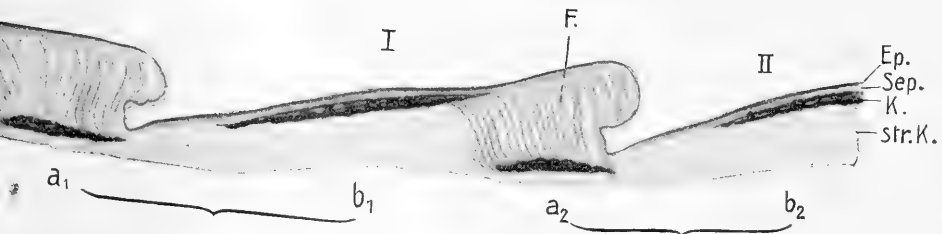


Fig. L. *Caiman sclerops*.

Längsschnitt durch die Bauchhaut. 10 : 1. *E* Epidermis. *Sep* Subepidermis. *str. K* straffes Corium. *K* Knochen. *F* Verbindungsfasern.  $a_1, a_2$  proximale Halbschilder.  $b_1, b_2$  distale Halbschilder. Zum Hornschild I gehören die beiden Halbschilder  $a_1$  und  $b_1$ , zum Hornschild II die beiden Halbschilder  $a_2$  und  $b_2$ . Man vgl. Fig. H.

mancherorts durch die Epidermis durchschimmert und so schon äußerlich als dunklerer Fleck unter der pigmentarmen Oberhaut die Anwesenheit der Cutisverknöcherung verrät. Die jüngsten Hautverknöcherungen stellen winzige glatte Plättchen mit einer Anzahl von Durchbohrungen und vielfach ausgebuchtetem Rand dar (Textfig. Ja). Mit zunehmender Größe gleichen sich die Einschnitte am Rand aus, und auf der Oberseite des Plättchens treten, zunächst in der Umgebung der Löcher, leistenförmige Erhöhungen auf (Textfig. Jb). Diese vermehren sich ständig, verschmelzen untereinander und bilden schließlich ein schwammartiges Gerüst (Textfig. Jc), das die Durchbohrungen größtenteils verdeckt.

Ein Blick auf Textfig. H läßt erkennen, das die proximalen Halbschilder ( $a_1—a_3$ ) den distalen ( $b_1—b_2$ ) in der Entwicklung voraus-eilen. Die letzten fehlen stellenweise noch vollkommen. Am weitesten fortgeschritten sind die in der Mitte der Bauchhaut gelegenen Knochenschilder (s. u.).

Die proximalen Halbschilder sind anfangs von rundlichem Umriß, nehmen aber bald an Breite zu und stellen so querlängliche Platten

fast von der Breite der Hornschilder dar, vorne rundlich, hinten mehr glatt begrenzt. Die distalen Halbschilder bleiben an Breite hinter den proximalen zurück und wachsen mehr in die Länge. Den fertigen Zustand der Bauchschilder, wie ihn HUXLEY beschreibt, habe ich nur in wenigen Schuppen annähernd erreicht gesehen. Durch fortschreitendes Wachstum der beiden Knochentäfelchen stoßen sie schließlich in einer Quernaht (*Ts*, Textfig. K) zusammen; dieselbe ist nicht glatt, sondern unregelmäßig ausgebuchtet, so daß die Vorsprünge des einen Knochentäfelchens in Vertiefungen des anderen eingreifen. Eine seitliche Verbindung der Knochenschuppen einer Schilderquerreihe besteht noch nicht.

Längsschnitte durch die Bauchhaut (Textfig. L) zeigen, daß die Hautelemente, insbesondere ihre knöchernen Anteile, sich dachziegelig decken. Dabei spielen die proximalen Halbschilder ( $a_1$ ,  $a_2$ ) die Rolle der Gleitfläche bei den Rückenschildern. Die Verbindungsfasern (*F*) sind viel stärker entwickelt als bei *Crocodylus*. Ein Vergleich der Hautknochen von *Crocodylus* und *Caiman* läßt deutlich erkennen, von welchem Einfluß der Grad der Schuppendeckung auf die Ausgestaltung der Knochenschuppen ist.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BOULENGER, G. A., 1889, Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum. London.
- GADOW, H., 1909, Amphibia and Reptiles, in: Cambridge Natural History.
- HOFFMANN, K. C., 1890, Reptilien, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich.
- HUXLEY, TH., 1860, On the dermal armour of Jacare and Caiman with notes of the spec. and gener. characters of recent Crocodilia, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 4, p. 1.
- LWOFF, W., 1884, Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Vol. 60, p. 313.
- MATSCHIE, P., 1897, Kriechtiere u. Vögel, in: Hausschatz des Wissens. Abt. VI. Das Thierreich, Vol. 2, zitiert nach STEHLI.
- RATHKE, H., 1866, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig.
- SCHMIDT, W. J., 1912, Studien am Integument der Reptilien. III. Über die Haut der Gerrhosauriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat., p. 75.
- STEHLI, G., 1910, Über die Beschuppung der Reptilien, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, p. 737.
- VOELTZKOW, A., 1899, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madagascariensis*, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 26, p. 1.
- v. ZITTEL, K., 1887—1890, Handbuch der Palaeontologie. I. Abt. Palaeozoologie, Vol. 3.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

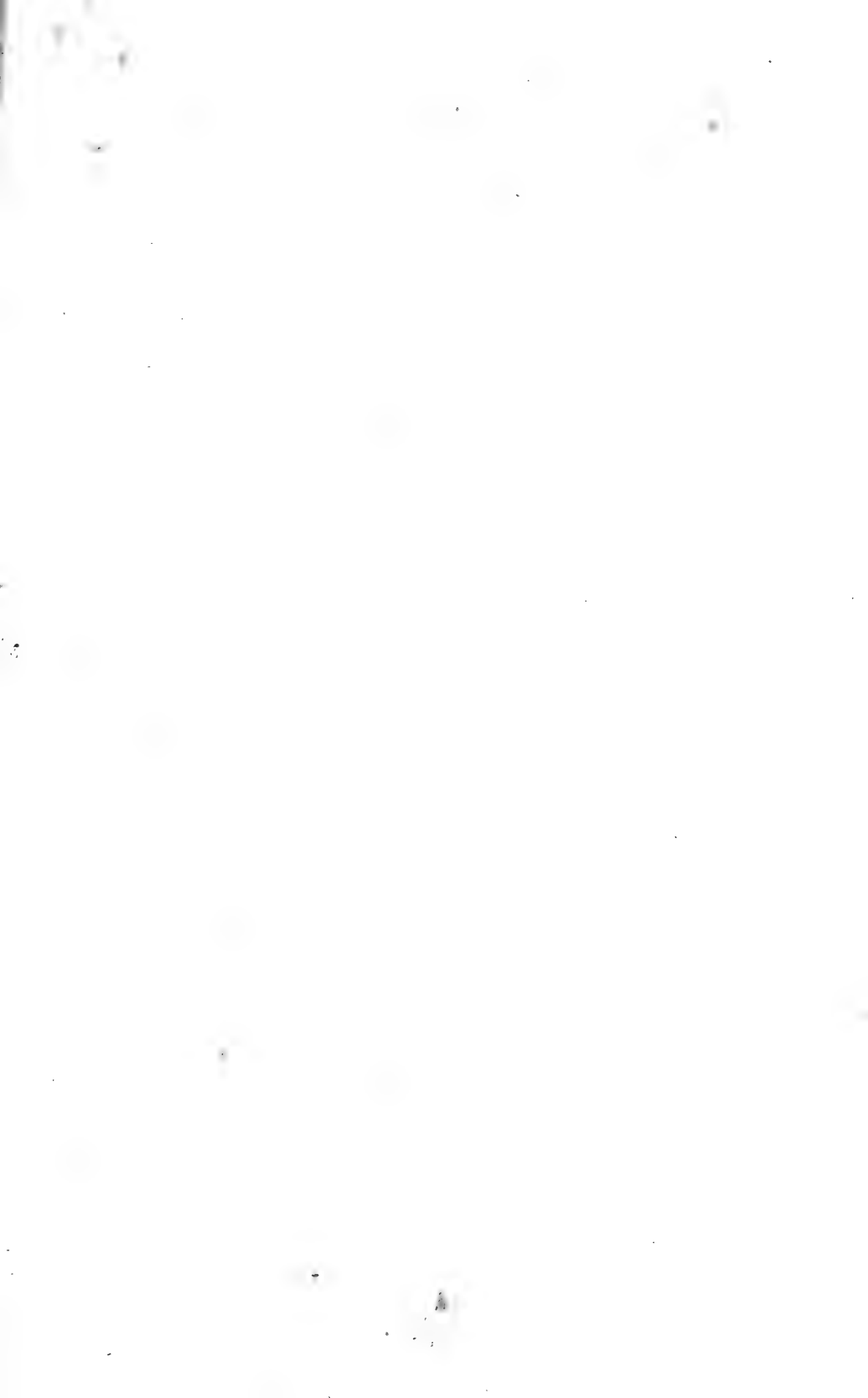
#### Tafel 39.

Fig. 1. *Crocodilus porosus*. Knochenschuppe aus der Mitte des Rückens. 10:1.

Fig. 2. *Crocodilus porosus*. Knochenschuppe aus dem seitlichen Teil des Rückens. 10:1.

Fig. 3. *Caiman sclerops*. Knochenschuppe vom Rücken. 10:1.

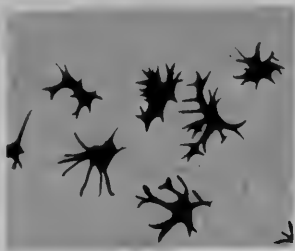
---







2



1



4



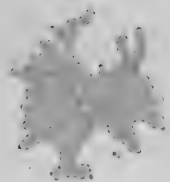
3



5



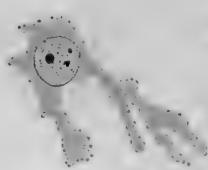
6



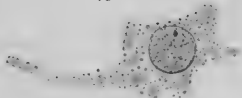
7



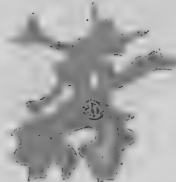
15



16



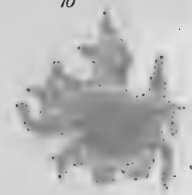
17



9



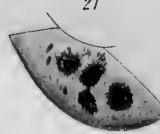
10



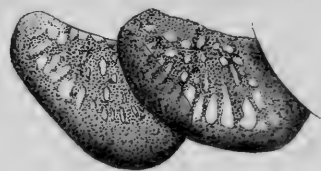
8



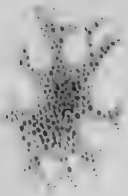
21



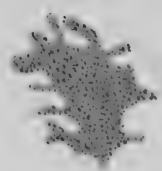
19



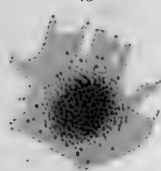
11



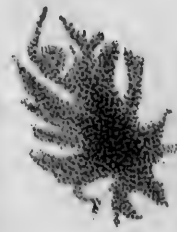
12



13



14



20

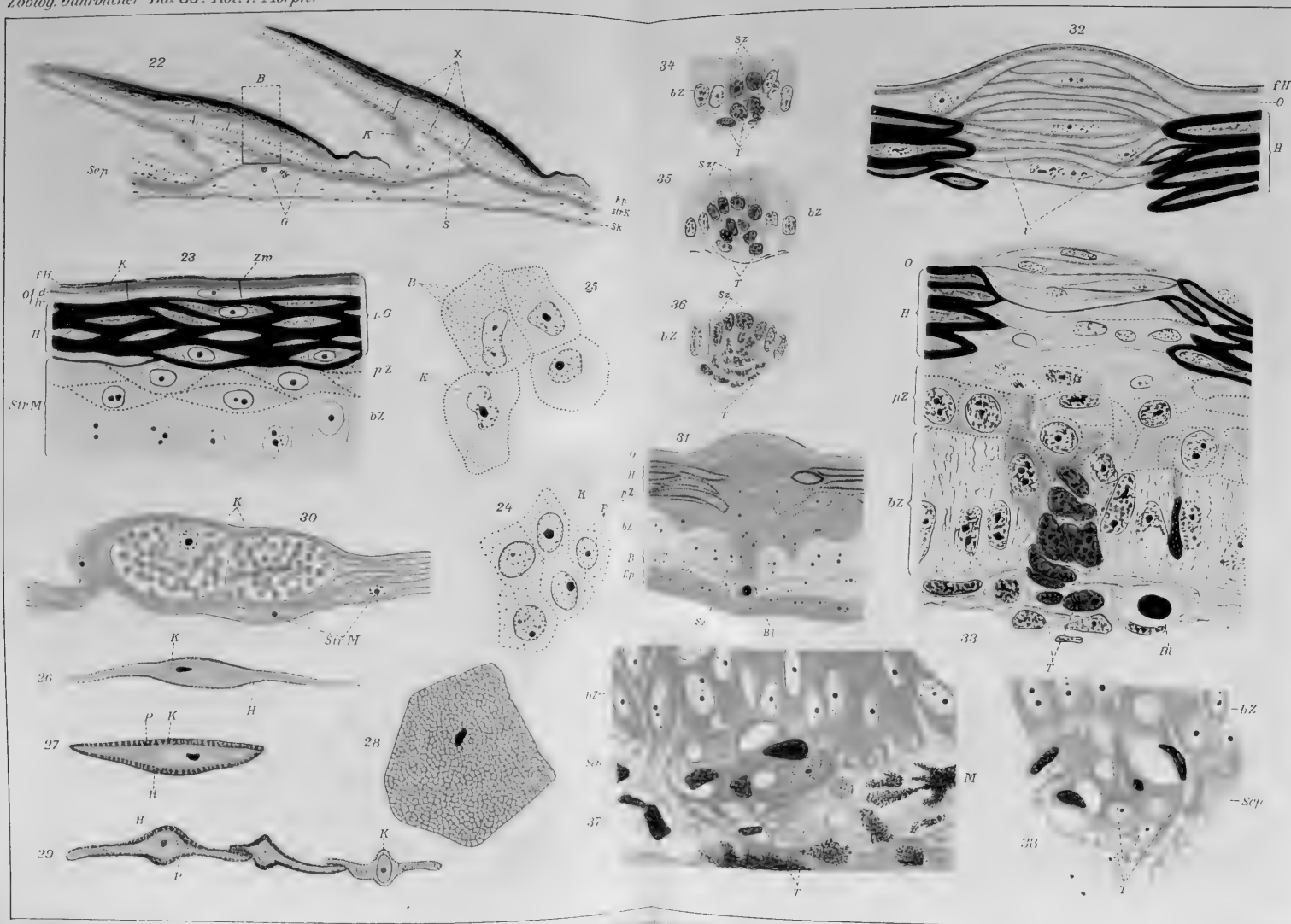


18







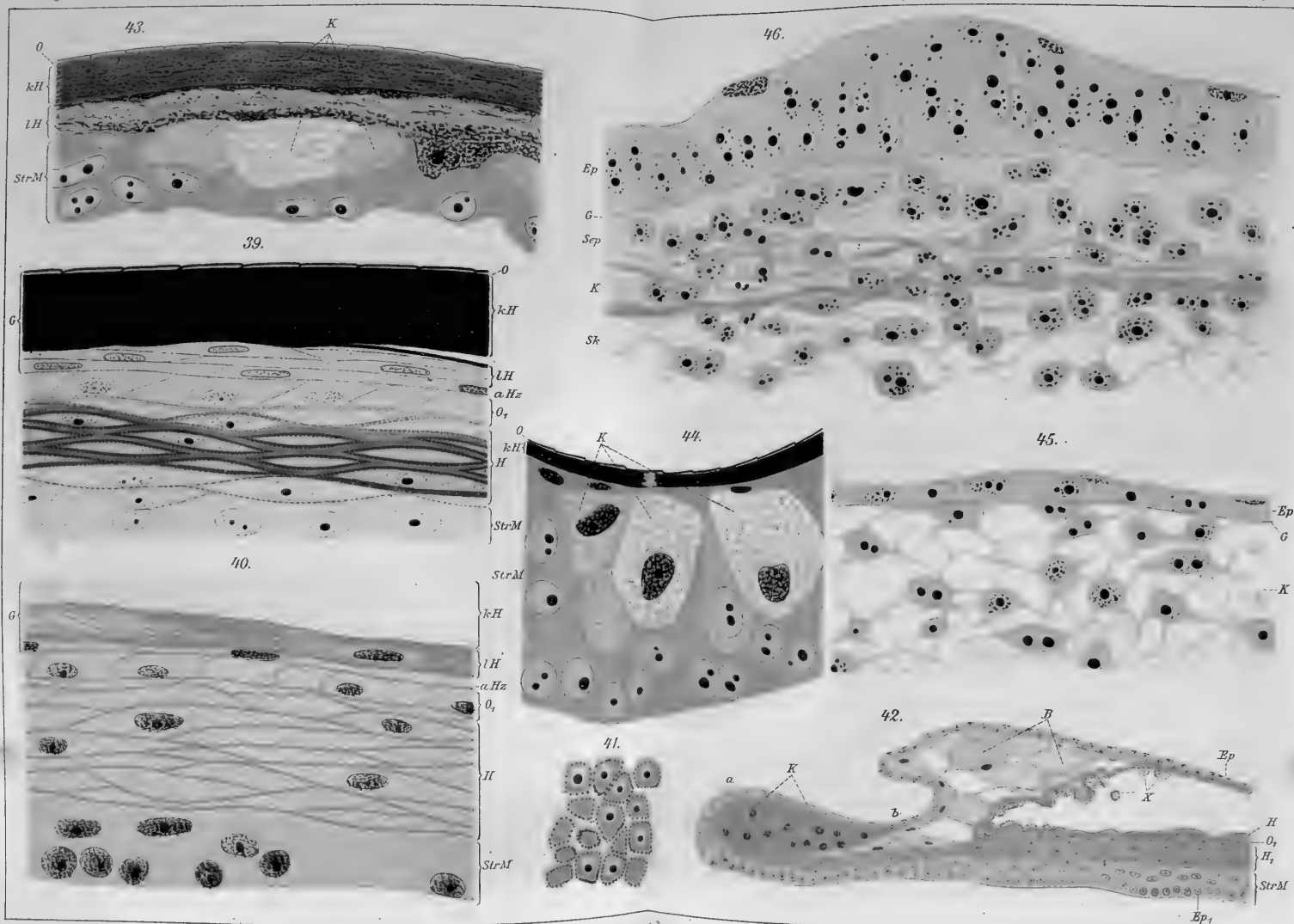




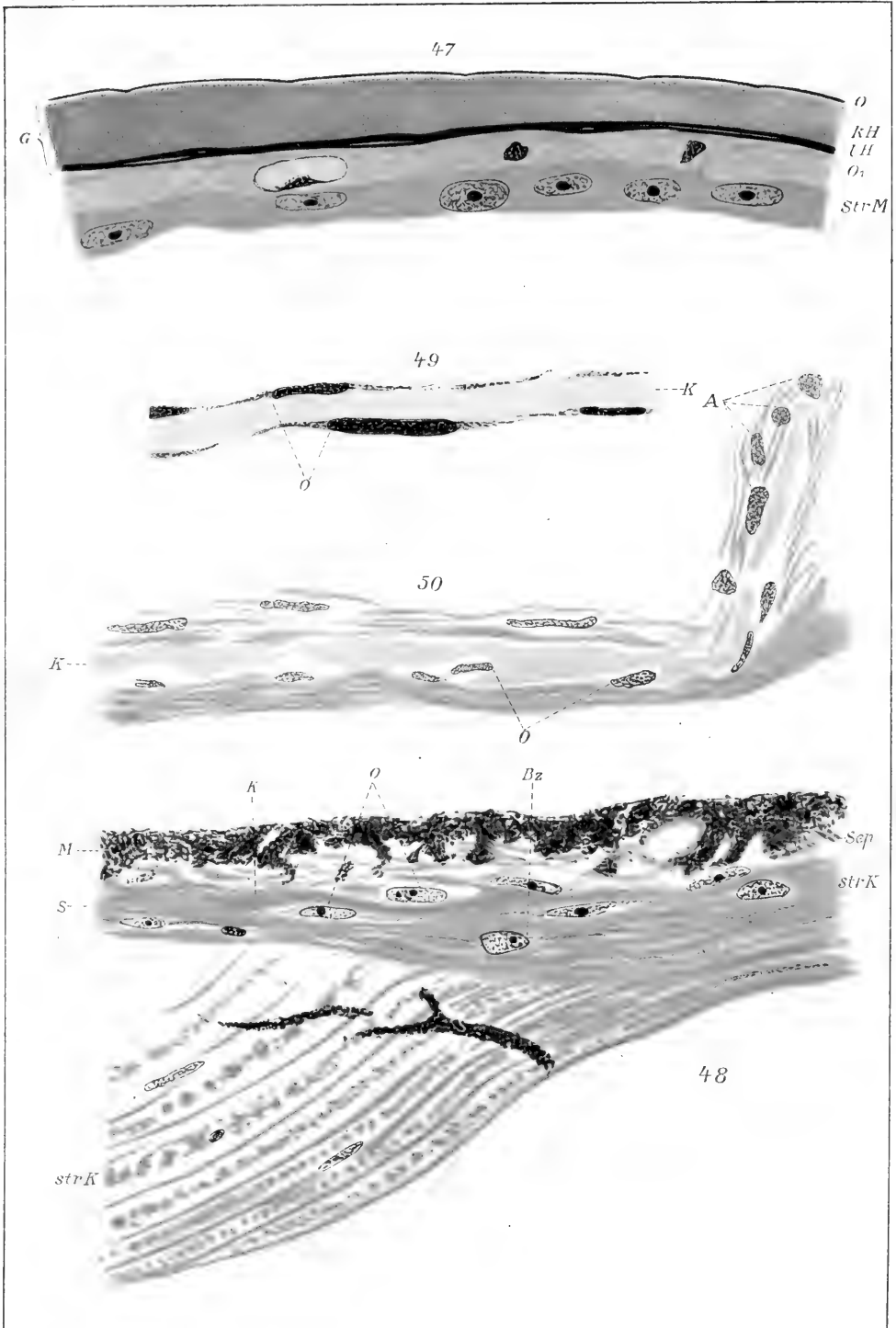














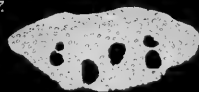




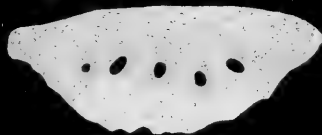
56.



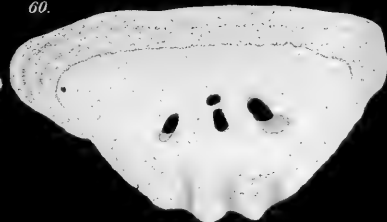
57.



59.



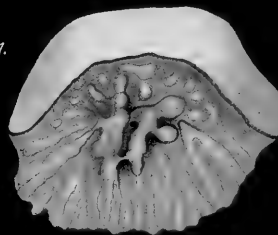
60.



61.



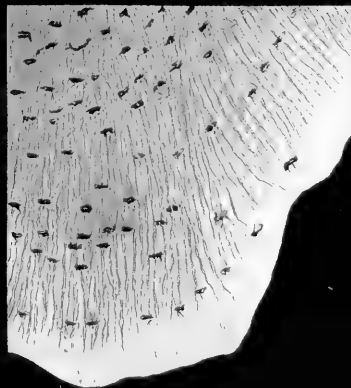
51.



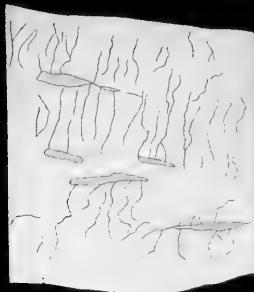
58.



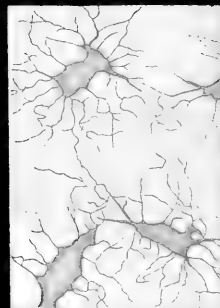
54.



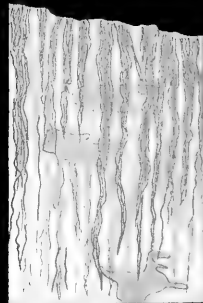
53.



52.



55.



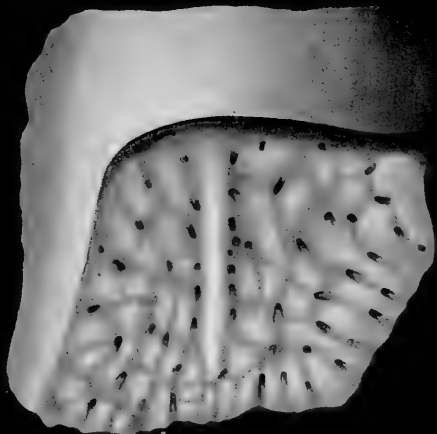




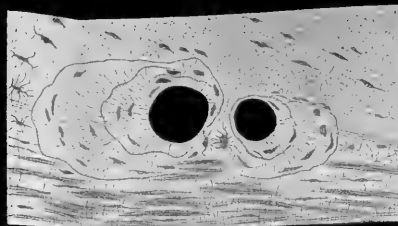




62.



67.



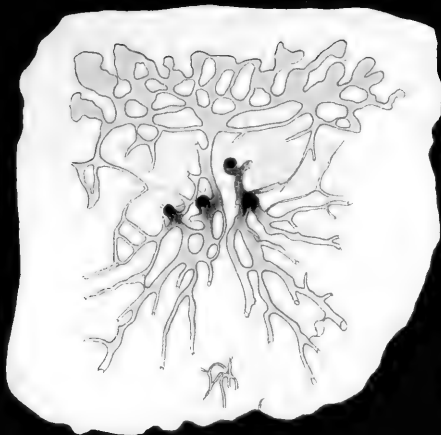
68.



66.



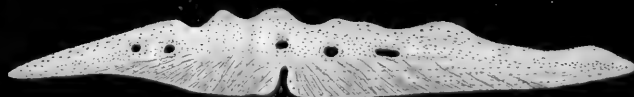
63.



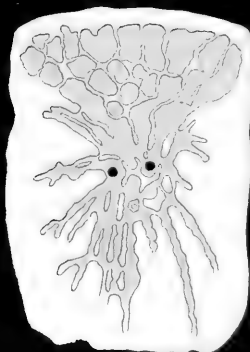
65.



64.



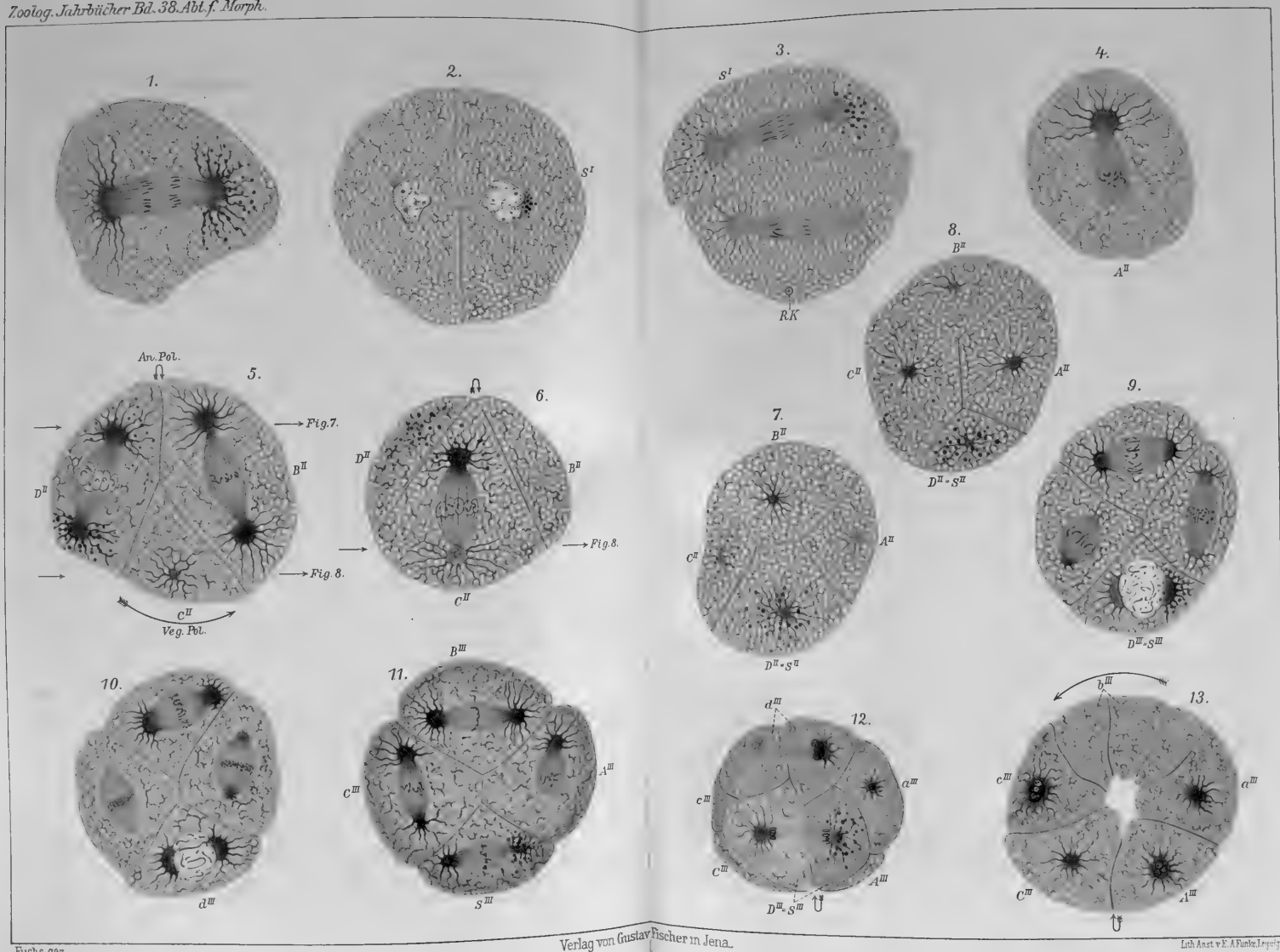
69.

















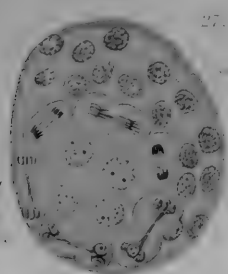




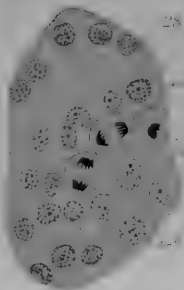




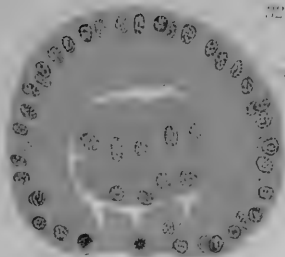
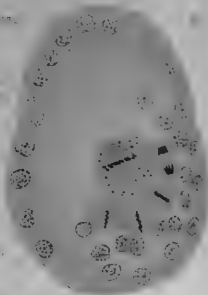




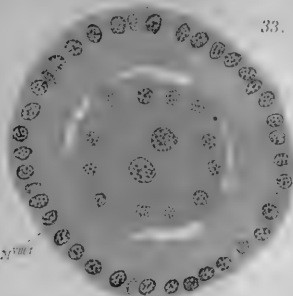
27.



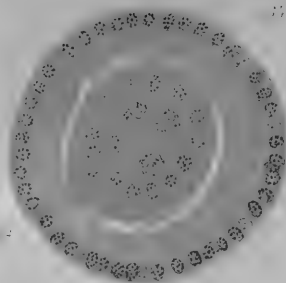
28.



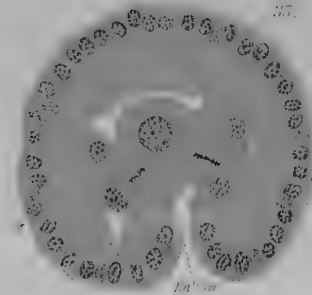
30.



31.

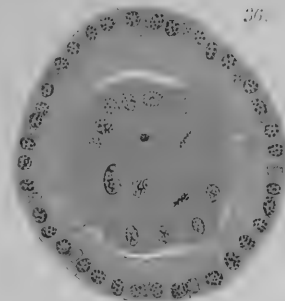


32.

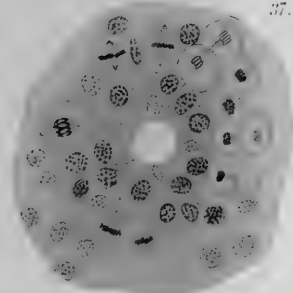


33.

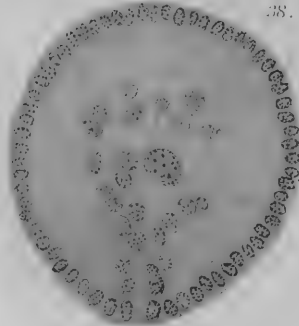
um



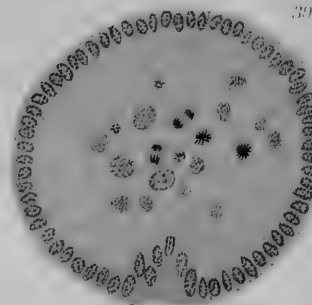
34.



35.



36.



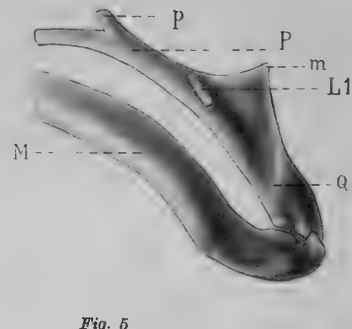
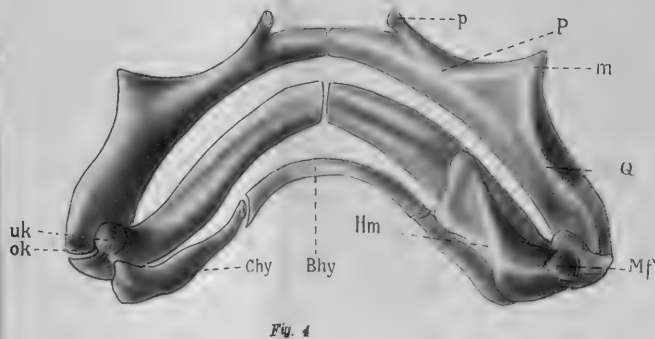
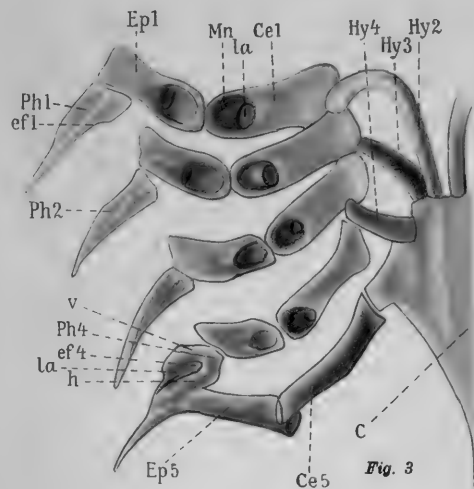
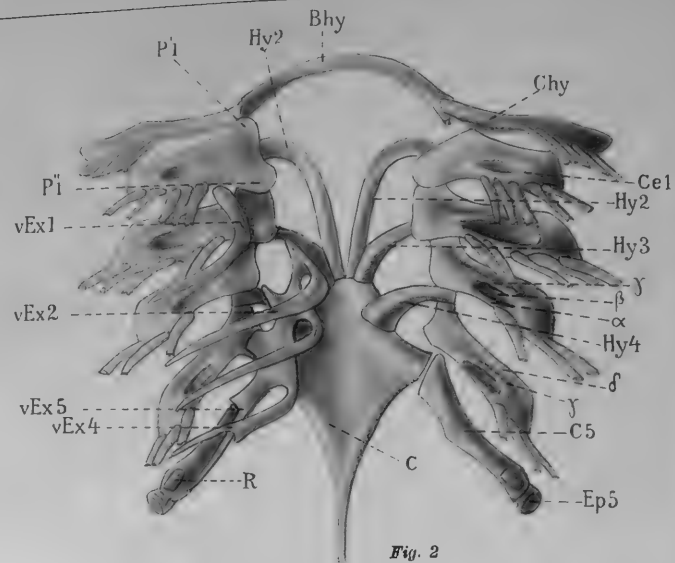
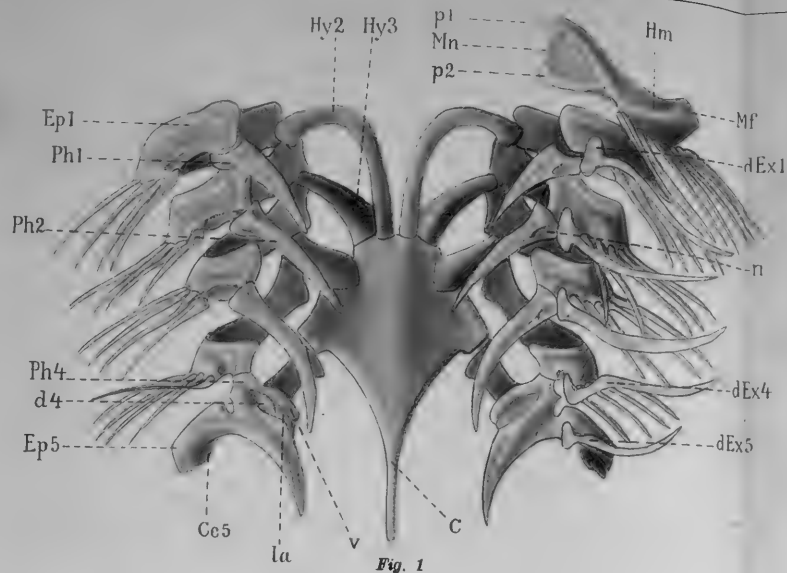
37.

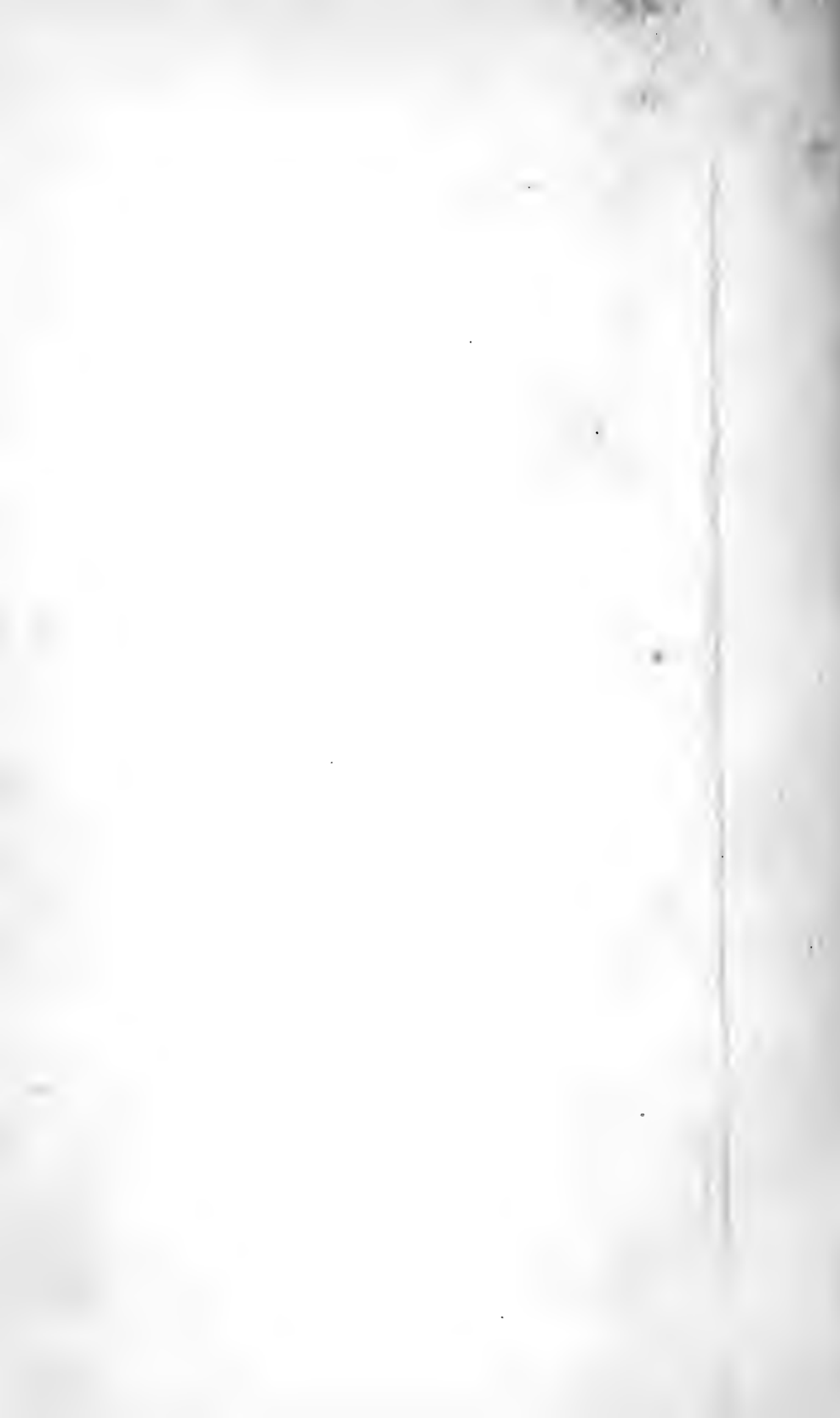










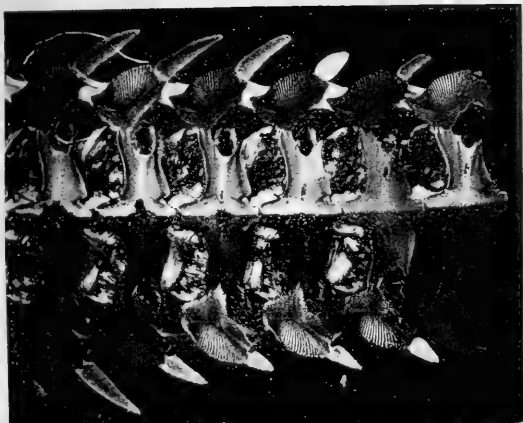








1a



1b



2a



2b



3a



3b



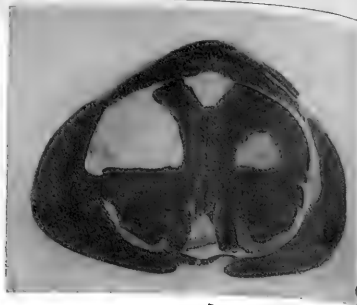




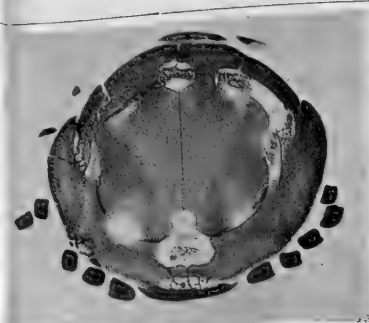




4a



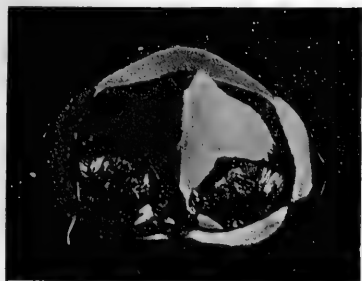
5a



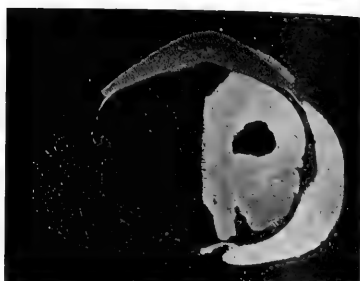
6a



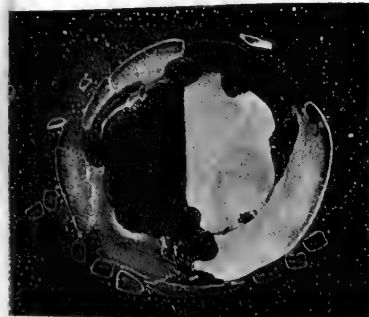
7a



4b



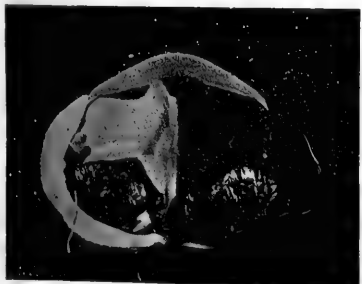
5b



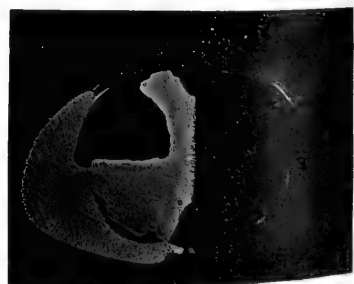
6b



7b



4c



5c



6c

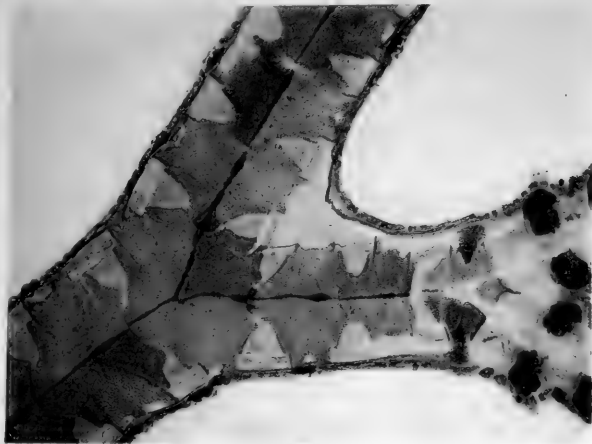


7c

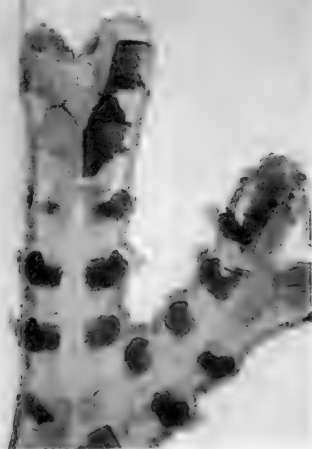








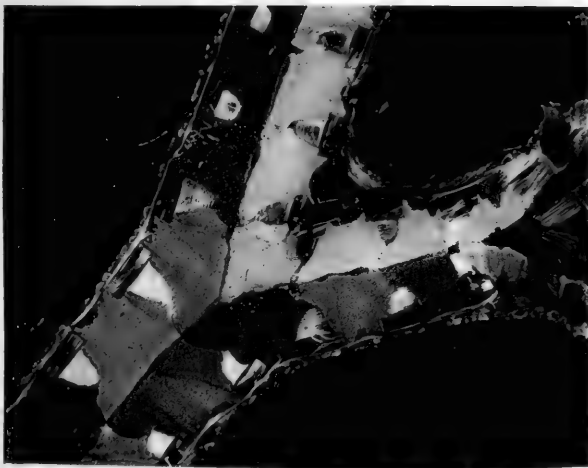
8a



9a



10a



8b



9b



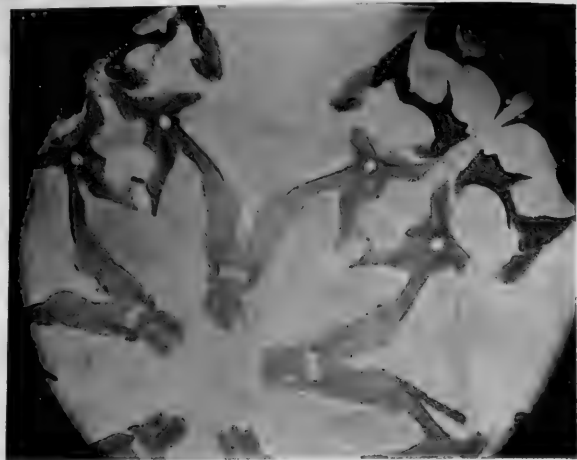
10b











11a



12a



12b



14a



11b



13a



13b



14b







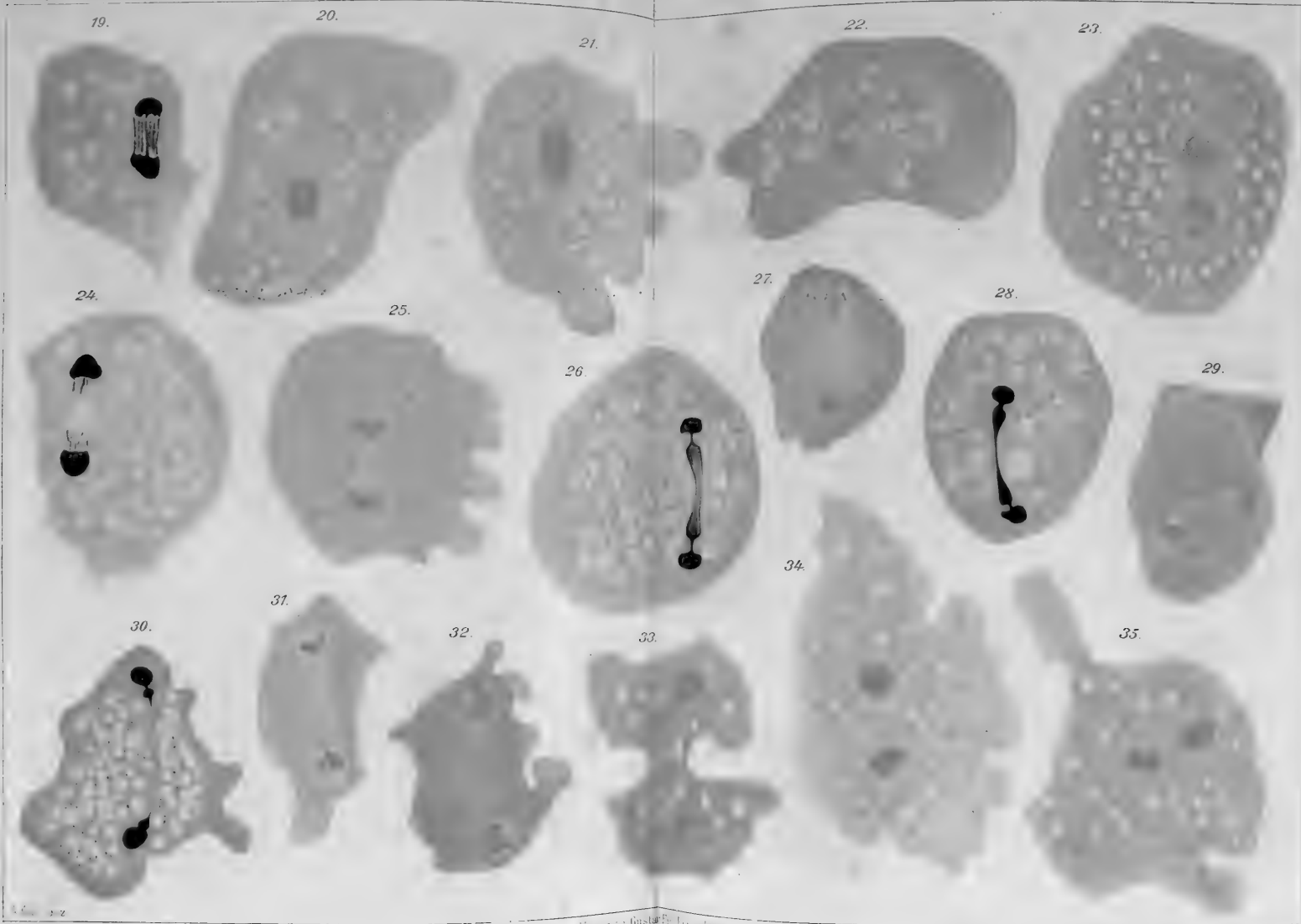








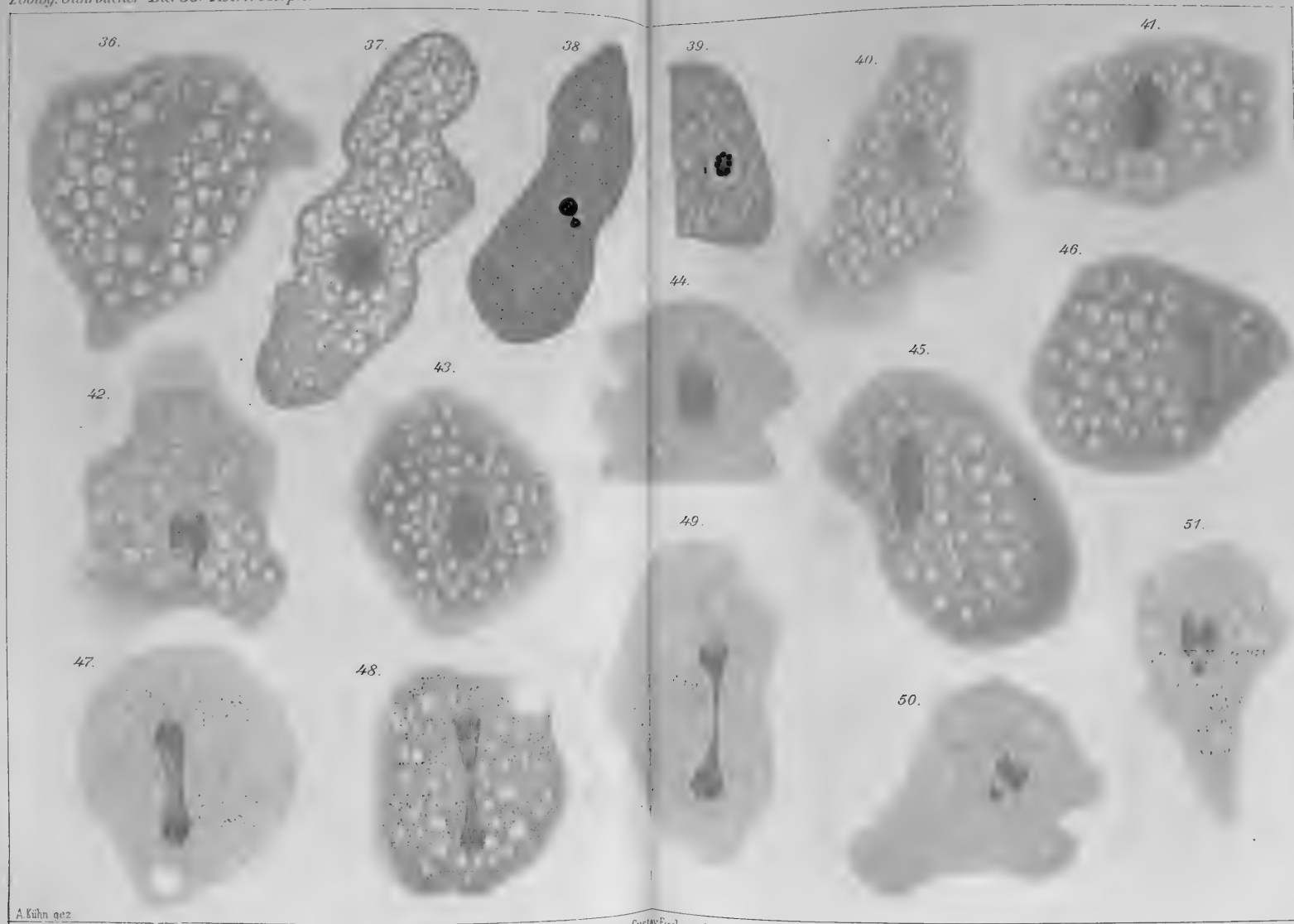










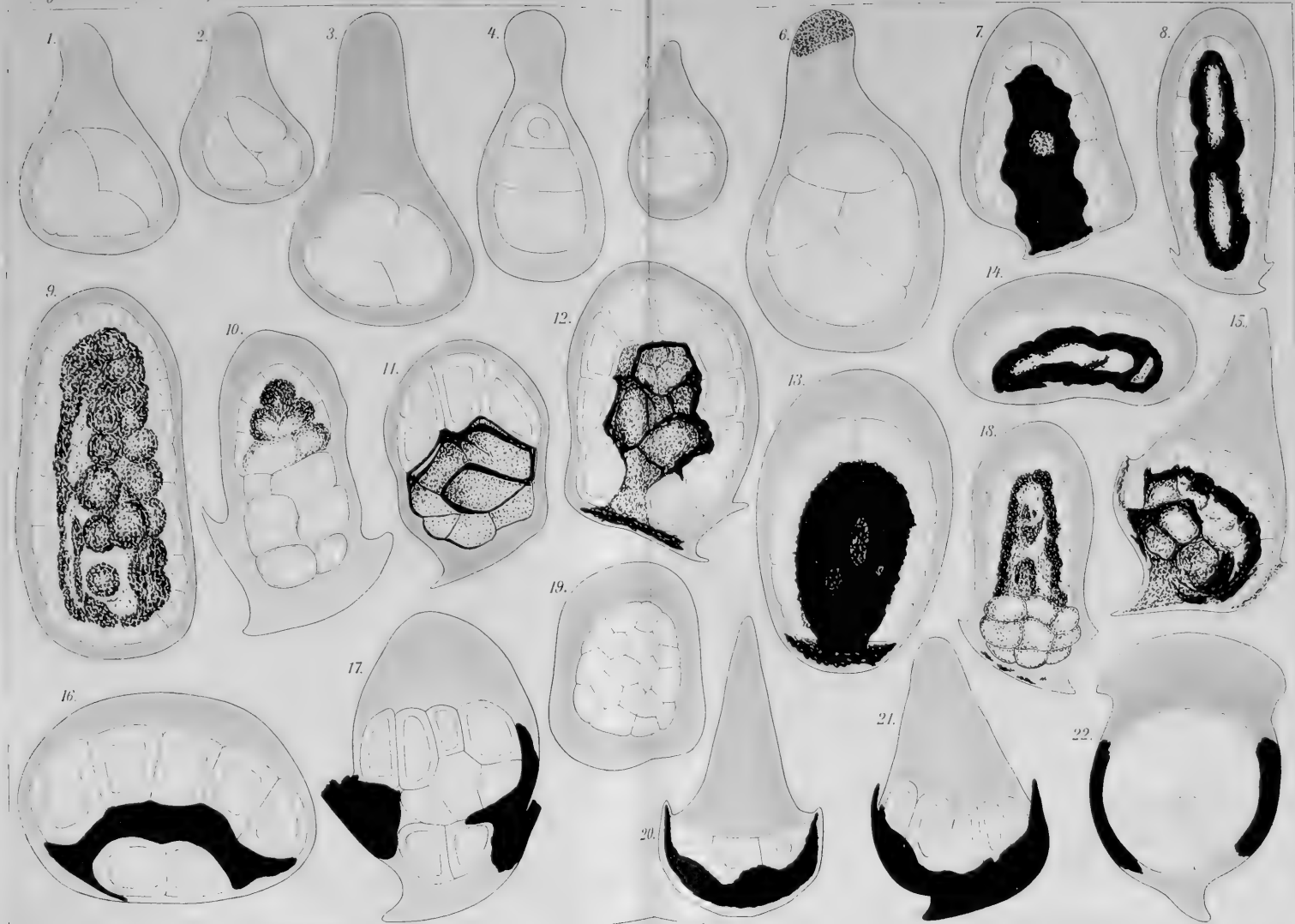


















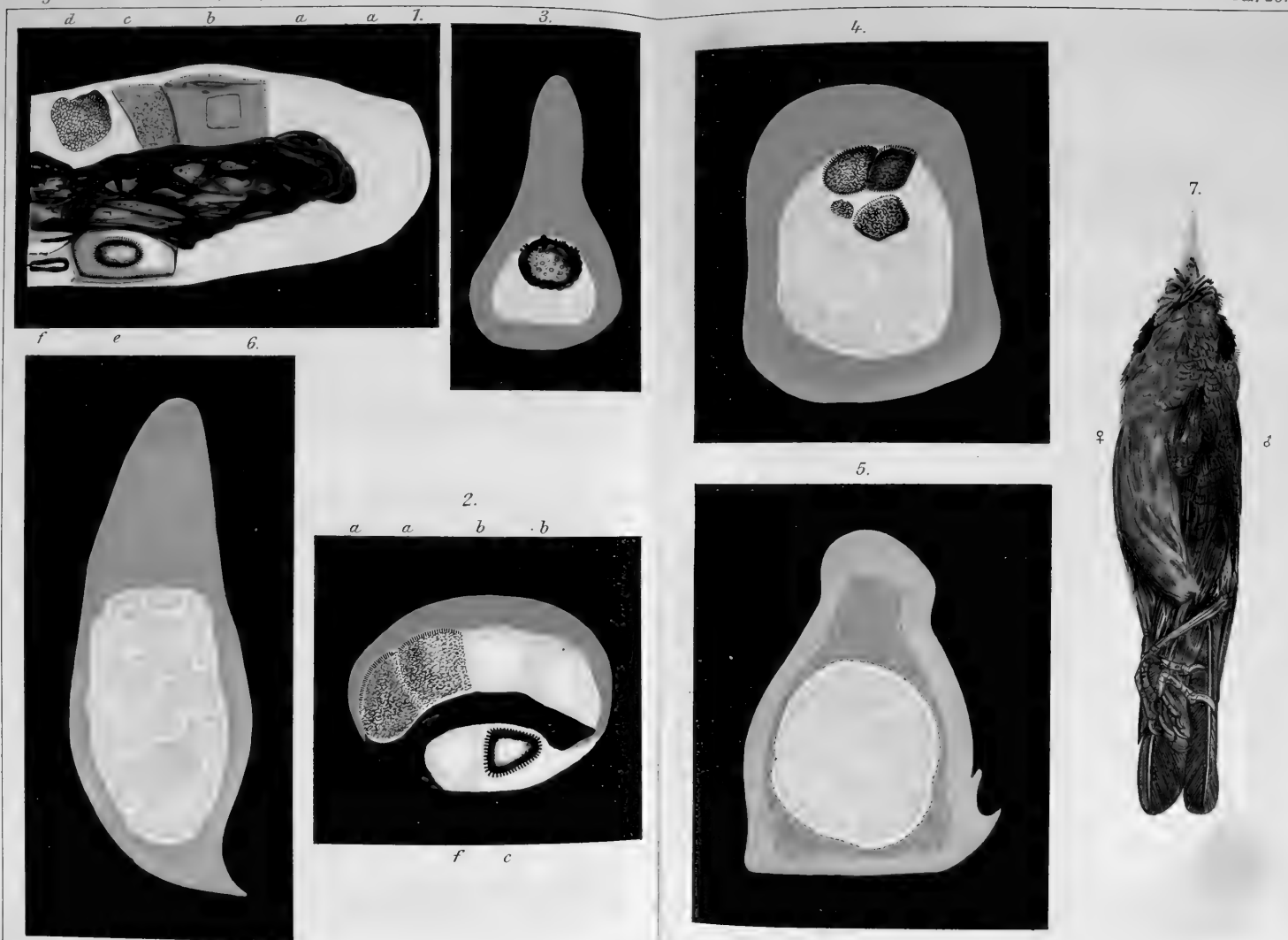


















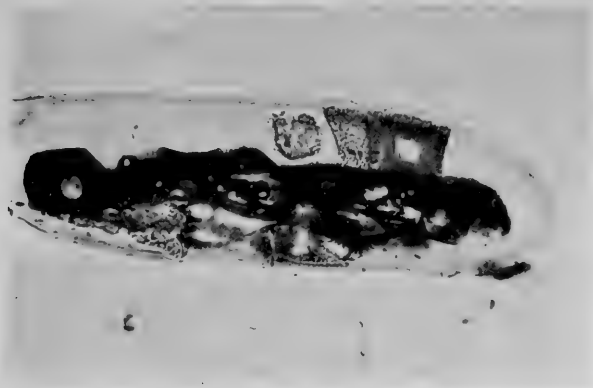


Fig. 1.

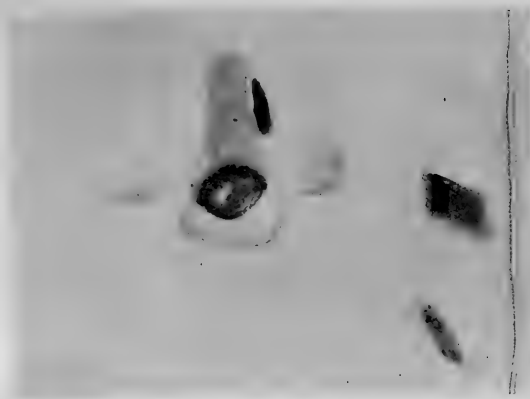


Fig. 3.

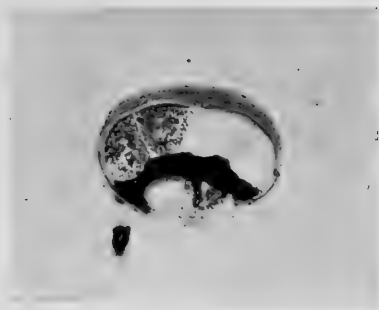


Fig. 2.

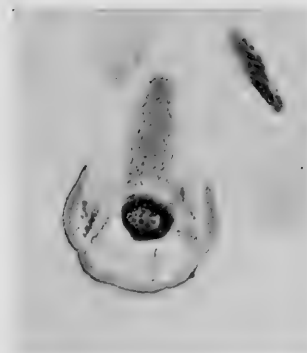


Fig. 4.











Fig. 1.

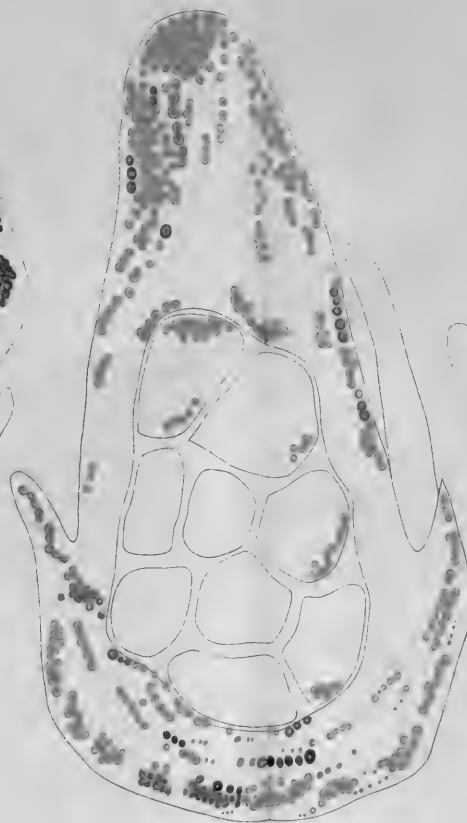


Fig. 2.

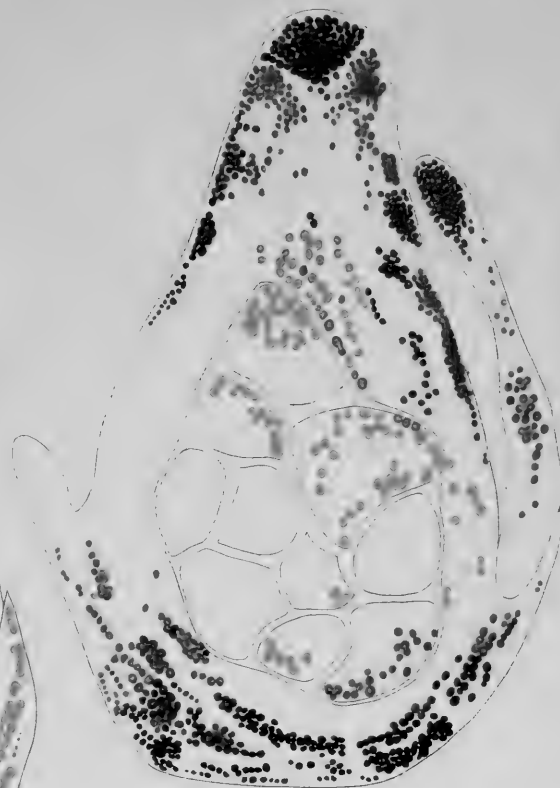


Fig. 3.





Fig. 1.



Fig. 2.

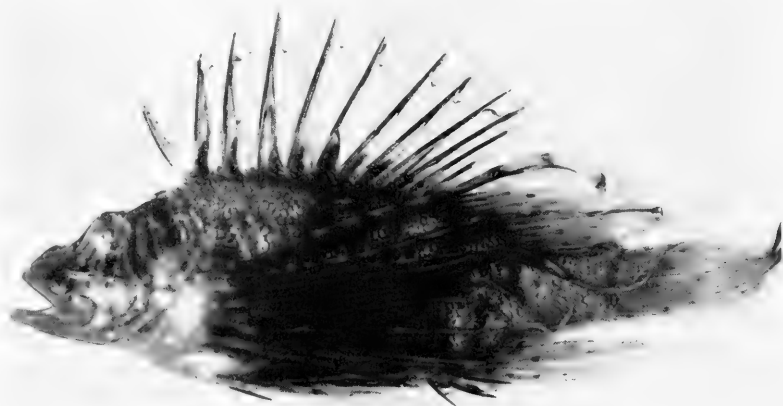


Fig. 3.

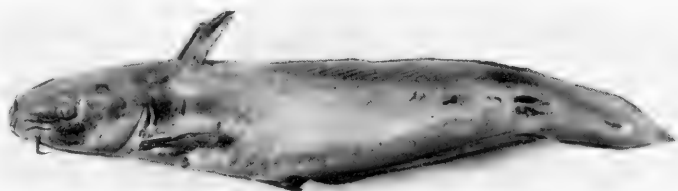


Fig. 4.



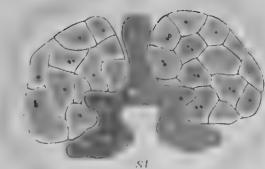




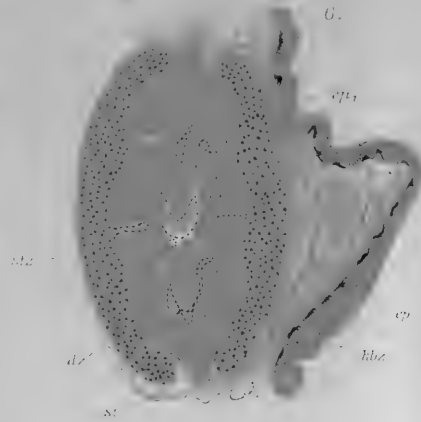
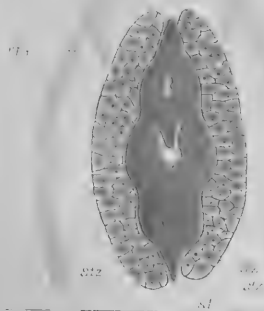




11.



12.



st

st

axp

hq

st

st

st

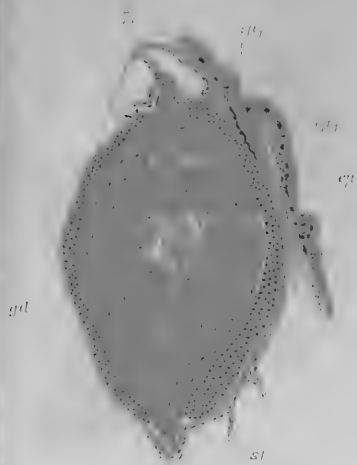
st

st

ep

hbz

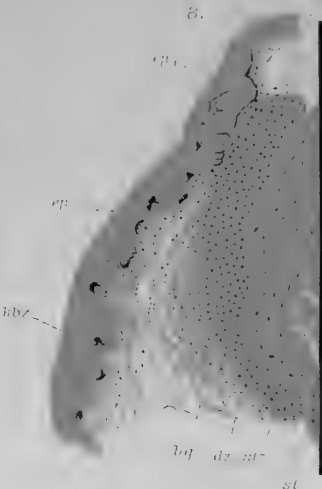
axg



gd

st

9.



st

st

st

st

st

st

st

st

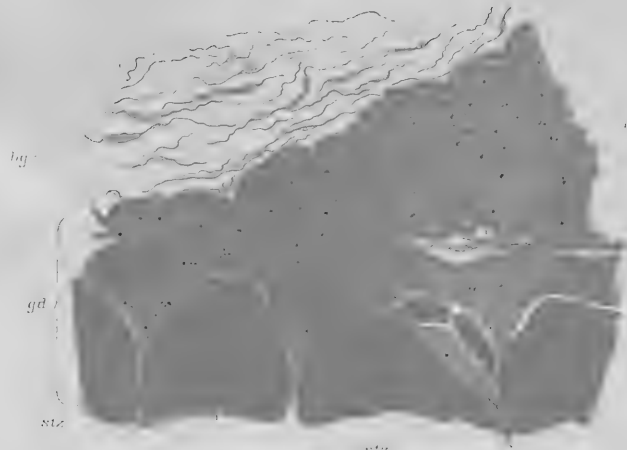
st

st

st

st

st



hq

gd

stz

stz

stz

stz

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

ep

hbz

axg

st

st

st

st

st

st

st

st

st

st

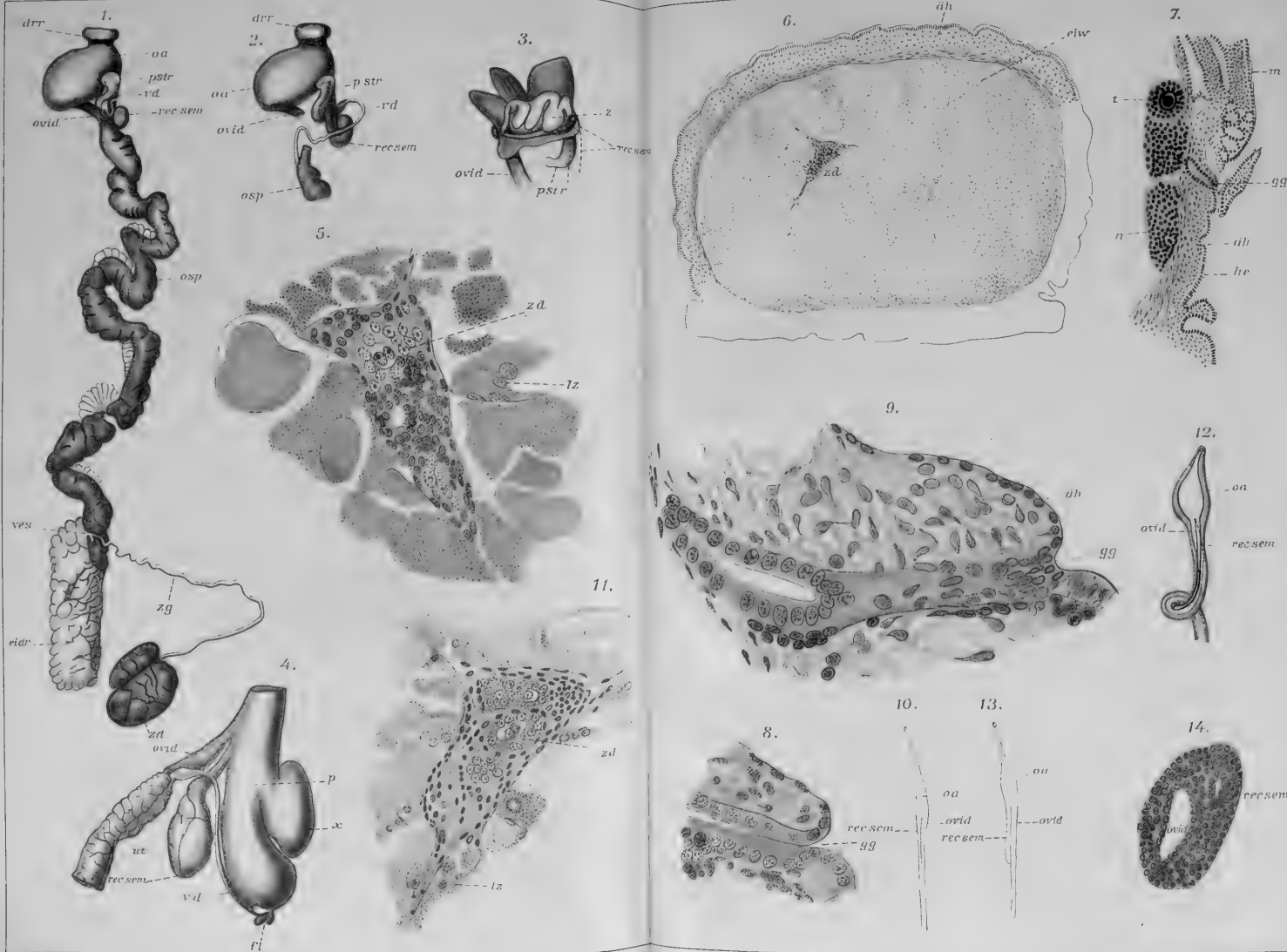
st

st











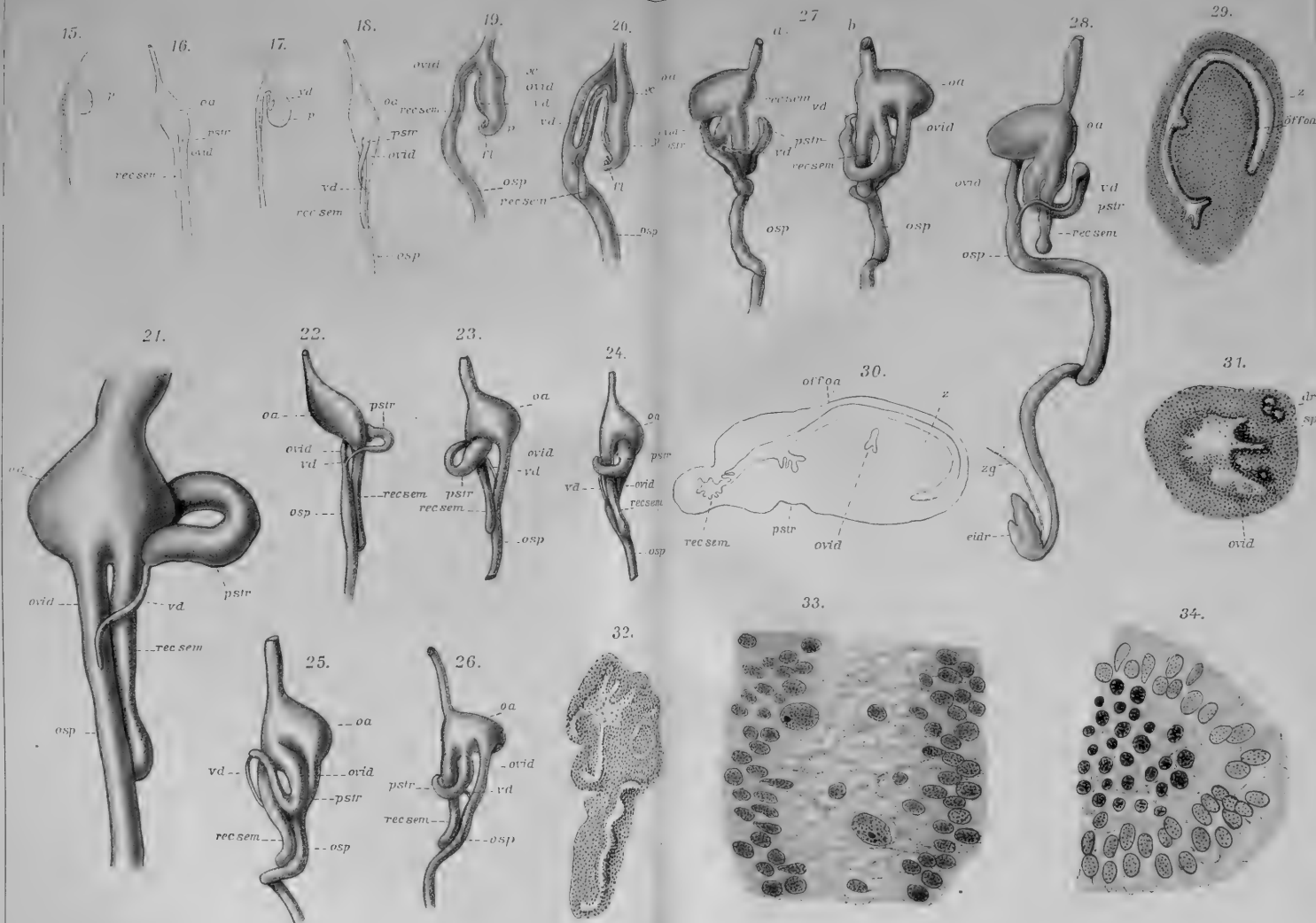








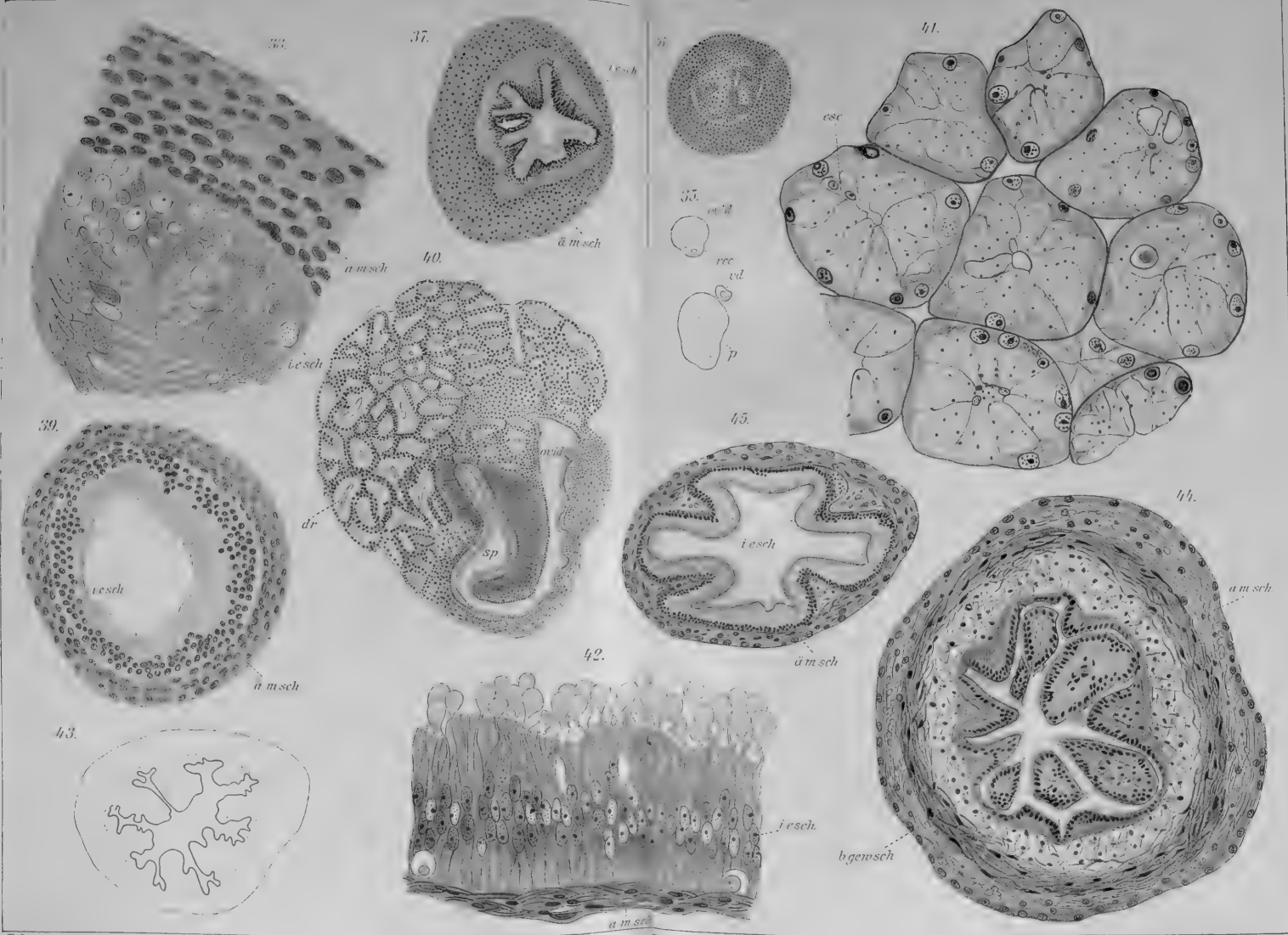
















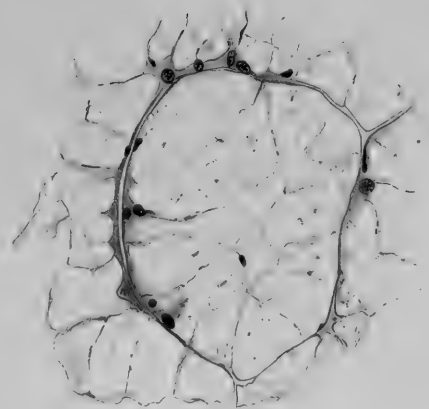




46.



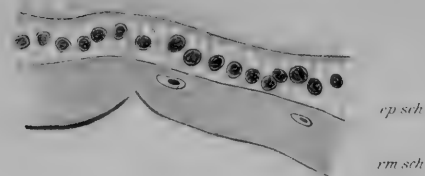
47.



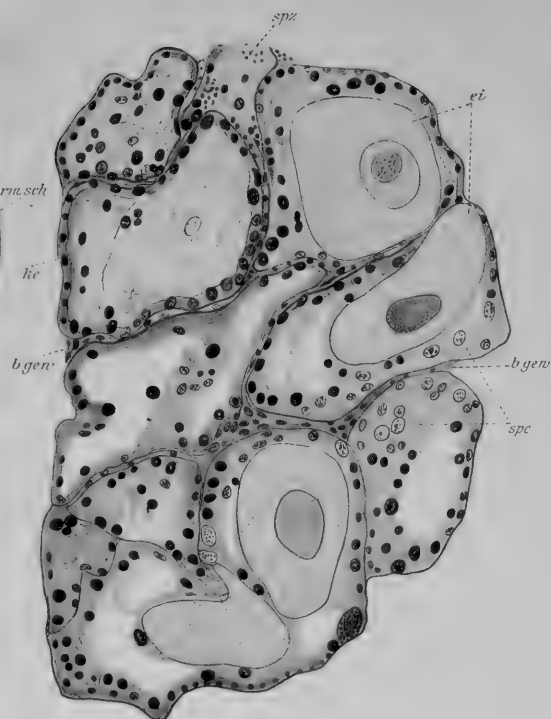
49.



48.



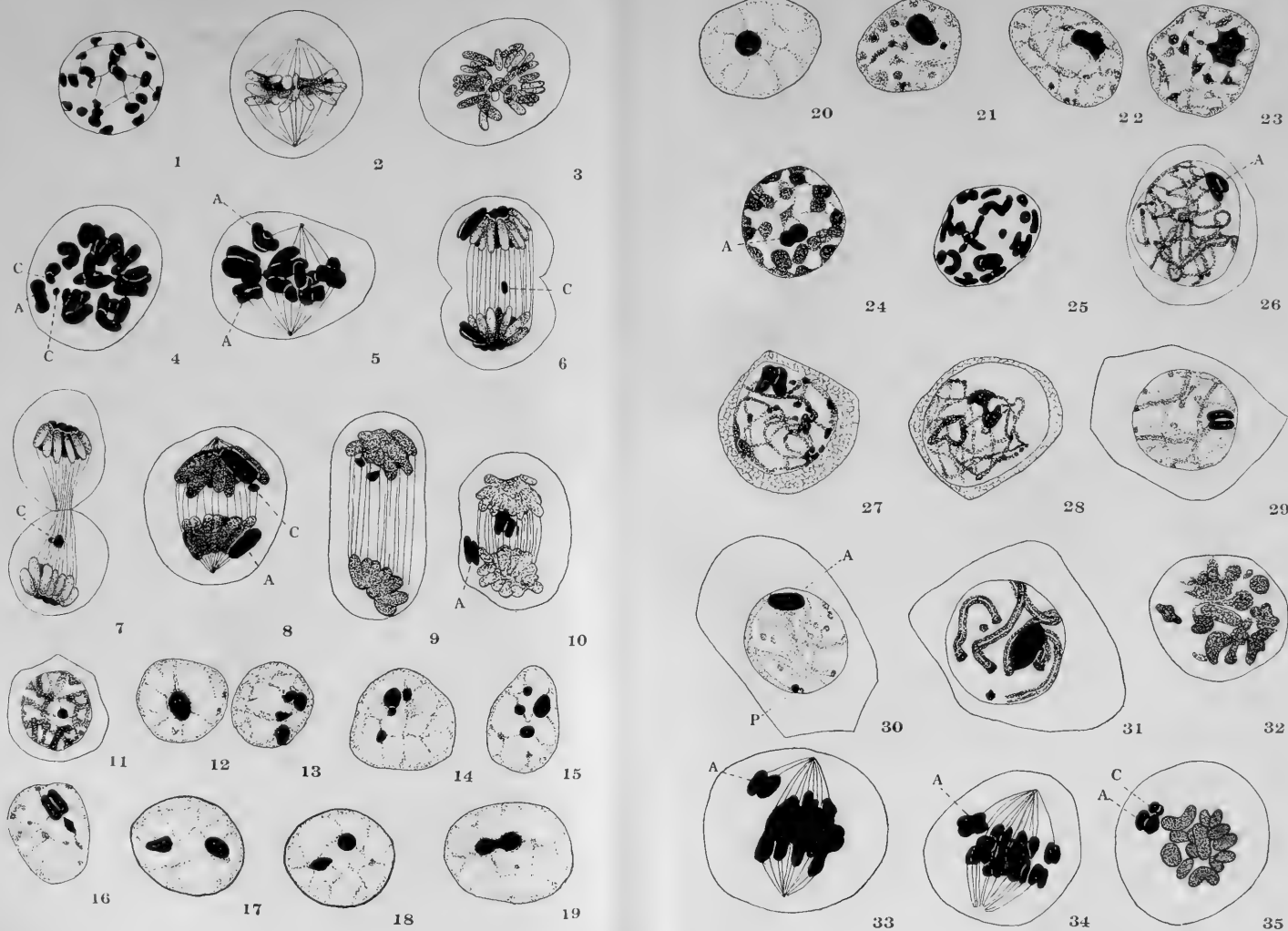
50.





















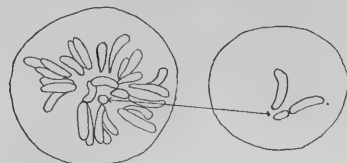




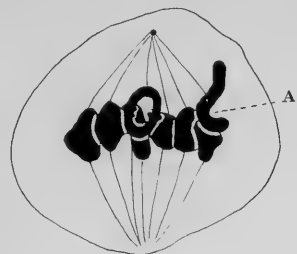




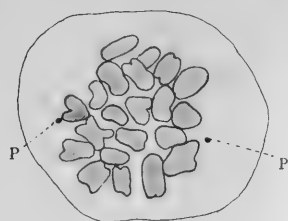
63



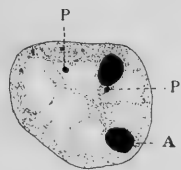
64



65



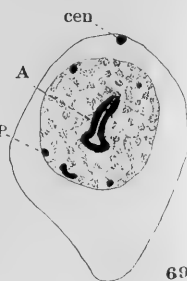
66



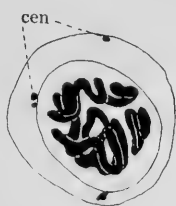
67



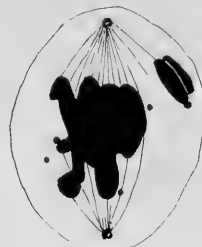
68



69



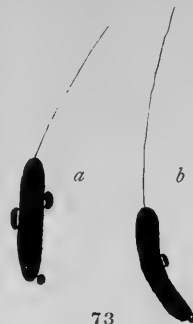
70



71



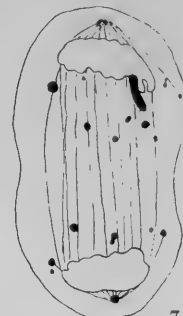
72



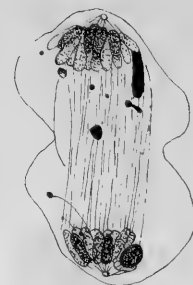
73



74



75



76



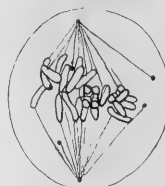
77



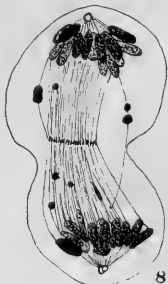
78



79



80



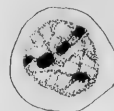
81



82



83



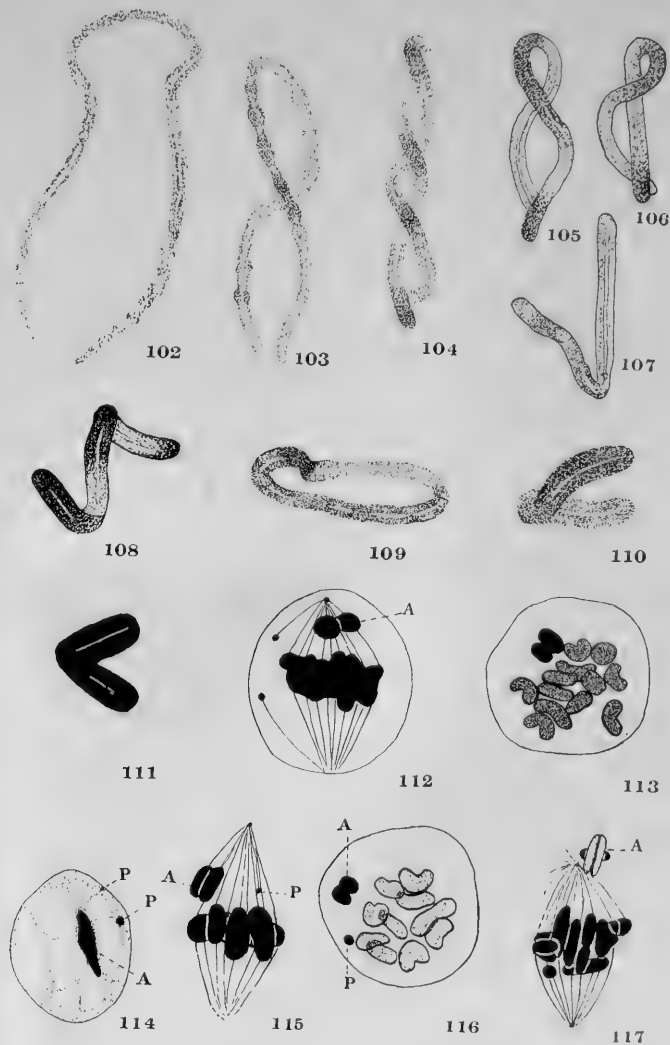
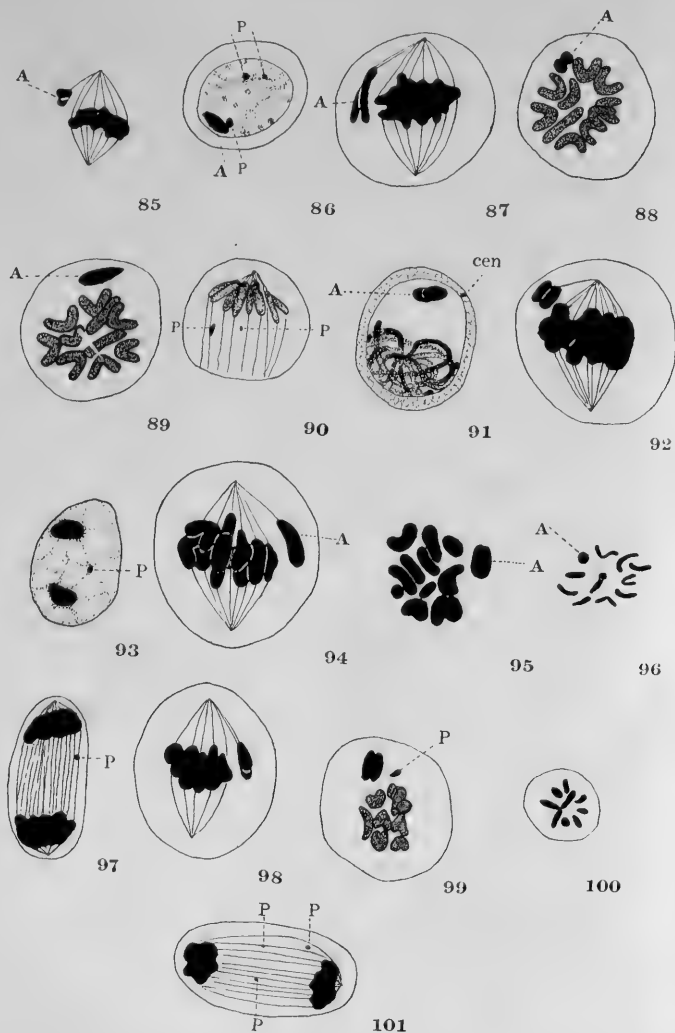
84



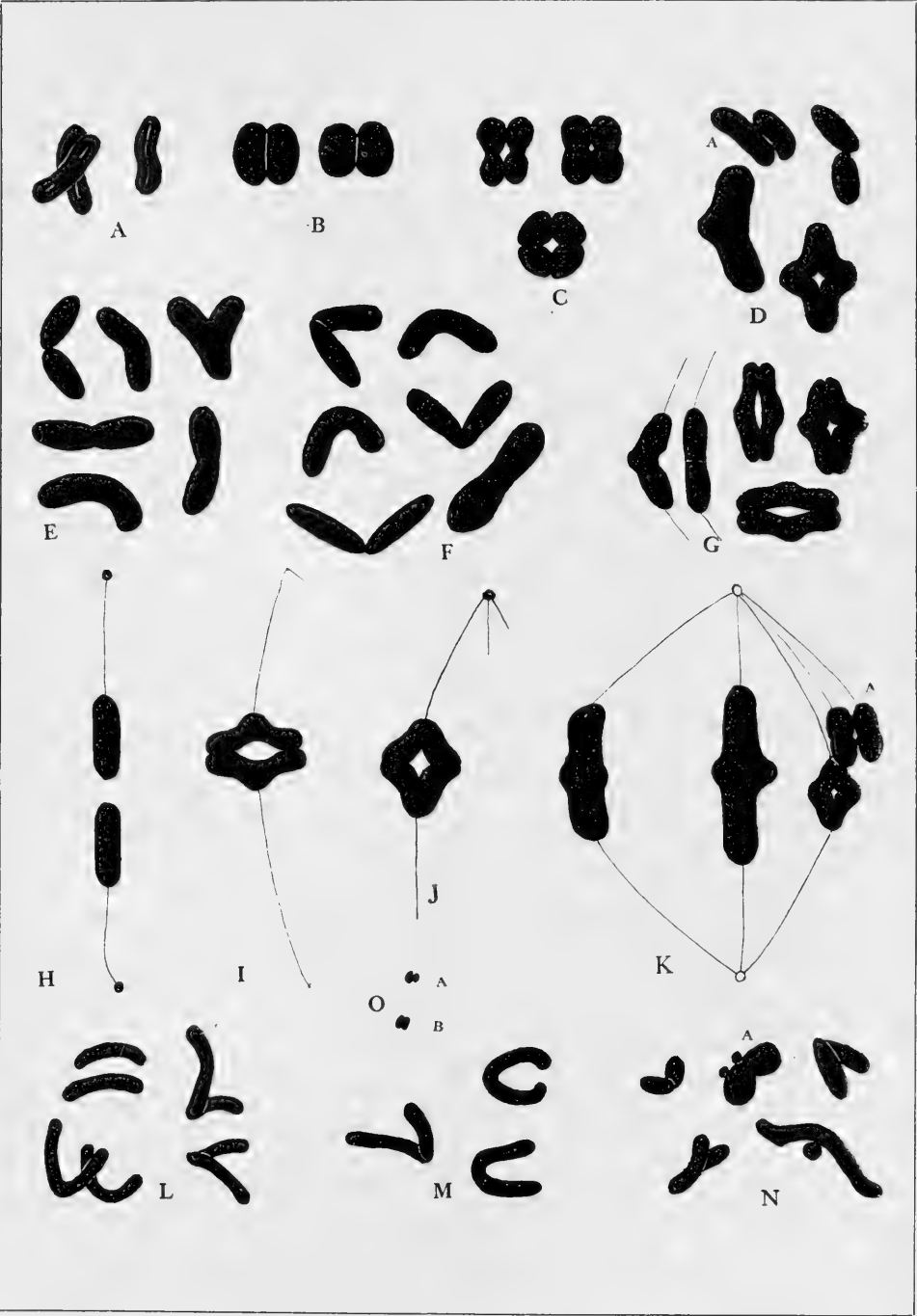








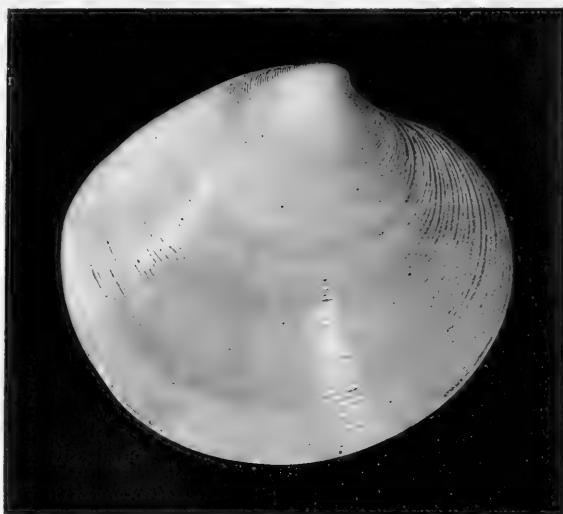




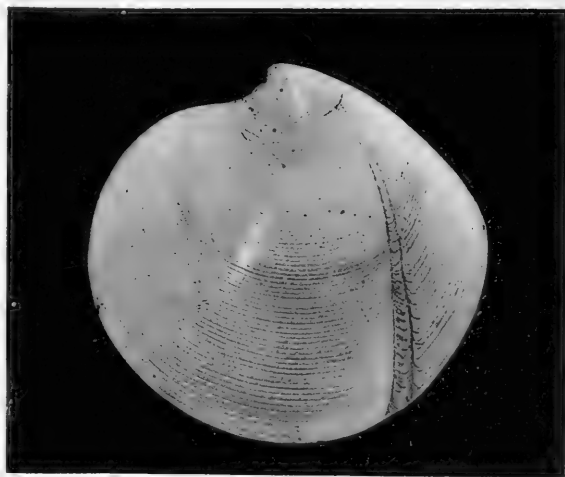
Painter.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





1



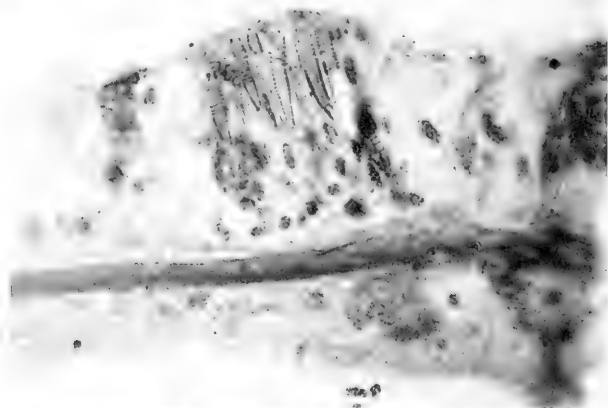
2



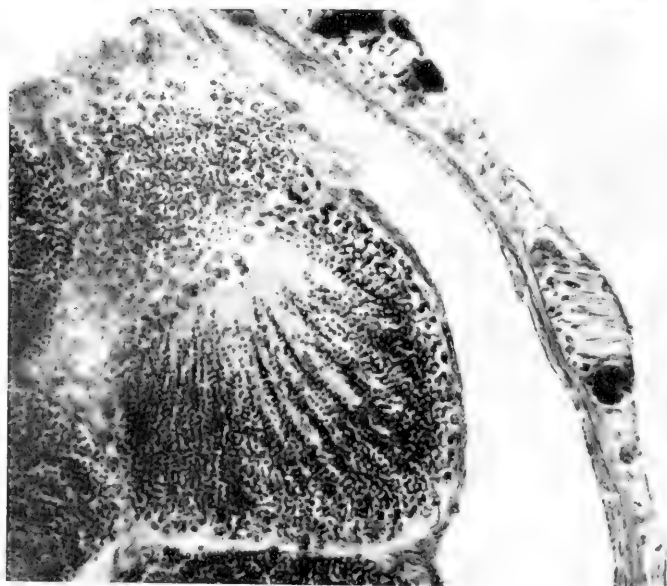




1.



2.



3.

D. Chotzen u. C. Prausnitz phot.







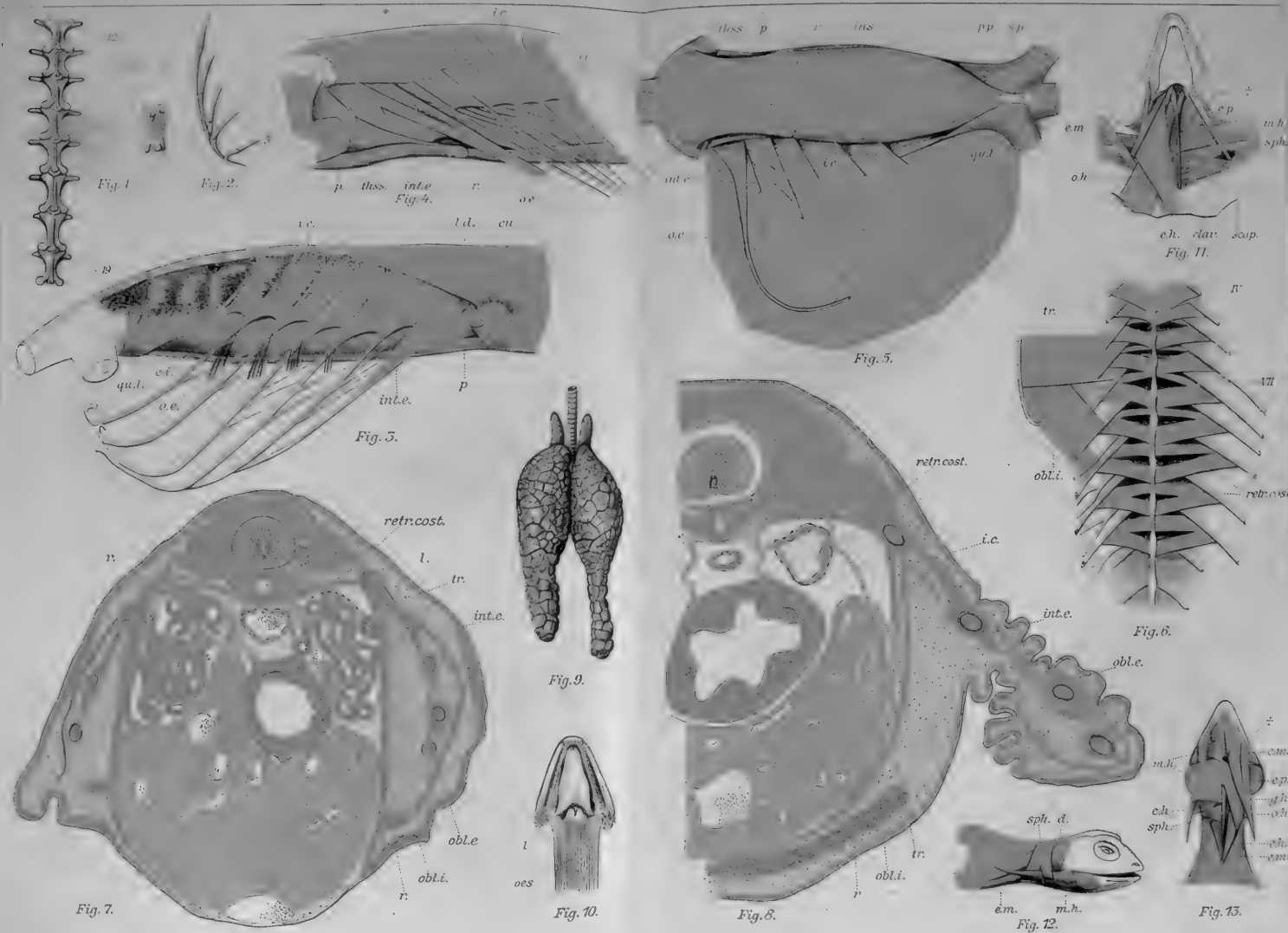












Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 7.



Fig. 8.

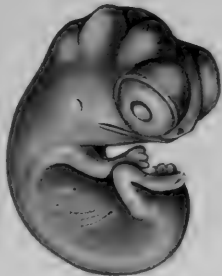


Fig. 3.



Fig. 4.

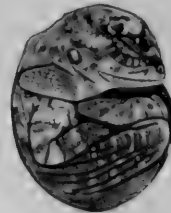


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 11.



Fig. 12.





2.

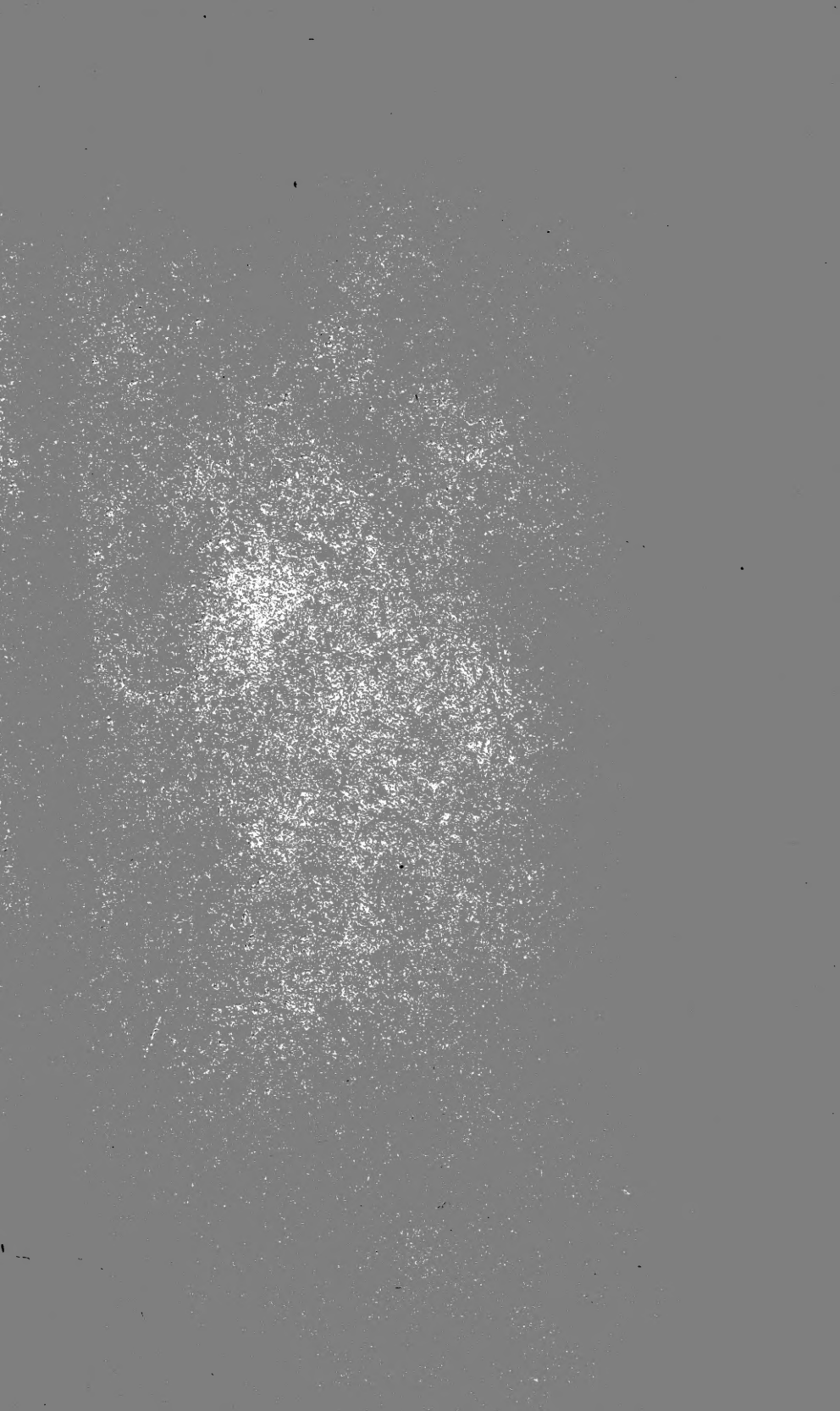


3.



1.







MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04645



